Arbeit aus dem botanischen Museum des eidg. Polytechnikums Zürich.

Phylogenie

der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen.

*

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Doctorwürde der philosophischen Facultät II. Sect.

der Universität Zürich

eingereicht von

Margarete von Uexküll-Gyllenband

aus Riga (Livland).

*

Begutachtet von den Herren:

Prof. Dr. Hans Schinz. Prof. Dr. C. Schröter.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1901.

Arbeit aus dem botanischen Museum des eidg. Polytechnikums Zürich.

Phylogenie

der Blütenformen und der Geschlechterverteilung bei den Compositen.

*

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Doctorwürde der philosophischen Facultät II. Sect.

der Universität Zürich

eingereicht von

Margarete von Uexküll-Gyllenband

aus Riga (Livland).

ACAD. LUGD. BAT BIBL.

*

Begutachtet von den Herren:

Prof. Dr. Hans Schinz. Prof. Dr. C. Schröter.

STUTTGART.

Verlag von Erwin Nägele.

1901.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507217_0081

Konrad Baron Vietinghoff-Scheel

gewidmet.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorwort 1
Spezieller Teil 3
Erläuternde Vorbemerkungen 3
Schema I zwittrige Röhrenblütler 5
„ II „ Lippenblütler 7
„ III „ Zungenblütler 9
„ IV a. röhrenblütige Gynomonöcisten 11
b. „ „ mit reducierter Corolle 12
c. „ „ „ vergrösserter Corolle 13
„ V röhrenblütige Gynodiöcisten 17
„ VI „ und zungenblütige Gynomonöcisten 19
„ VII a. „ Monöcisten 21
b. „ und zungenblütige Monöcisten 22
c. *Denecia capensis* 24
„ VIII röhrenblütige Diöcisten 25
„ IX *Leontopodium alpinum* 27
a. Entwicklung der Blüten 27
b. „ „ Köpfchen 30
c. geographische Verbreitung und Geschlechterverteilung 31
„ X *Anaphalis* 33
„ XI *Gerbera* 36
„ XII *Petasites* 39
„ XIII a. *Centaurea Jacea* 43
b. *Cirsieen* 45
Anhang zu den Schemata *(Heterothalamus, Xeranthemum)* 47
Ontogenie einiger Species 48
Generalschema für die phylog. Blütenentwicklung (Tafel I) 49
Entwicklung der Geschlechterverteilung innerhalb der Köpfchen 52
Generalschema über die Geschlechterverteilung 53
Geschlechterverteilung nach Individuen innerhalb der Art 54
Zusammenfassung der Gesetzmässigkeiten 56
Allgemeiner Teil 58
Monoclinie und Diclinie 58
Phylogenetische Gesetze: I. Entwicklungsfolge 59
II. Höhe der Differenzierung 60
Phylogenetisches Alter 60
Correlationserscheinungen: I. bei den Compositen 61
II. in andern Familien 62
Präponderanz des weiblichen Geschlechtes: I. bei den Compositen 63
II. in anderen Familien 64
Welche Factoren beeinflussen das Geschlecht? I. Compensation 66
II. äussere Factoren 66
Individuelle Vererbungsfähigkeit der Compositenblüten 69
Schluss 71
Verzeichnis der untersuchten Arten 72
Litteraturverzeichnis 76
Tafel-Erklärung 80

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit verfolgte ursprünglich den Zweck, den phylogenetischen Zusammenhang der so mannigfaltig ausgebildeten Blütenformen der Compositen festzustellen. In ergänzender Weise wurde auch die Ontogenie berücksichtigt. Das Hauptergebnis dieser Untersuchungen ist, dass aus der röhrenförmigen Zwitterblüte, als der Urform, sich alle noch so hoch differenzierten Blütenbildungen durch Konstatierung der Uebergangsformen ableiten lassen. Dieses Resultat veranlasste die Verfolgung anderer Fragen, die nicht nur für die Compositen, sondern auch für die Blütenpflanzen überhaupt von Interesse sind, so z. B. die der Differenzierungsmöglichkeiten, der Richtung und Wege der Entwicklung, der Priorität des einen oder anderen Geschlechtes, der Correlation der Organe, der Geschlechterverteilung u. s. w.

Die Ansicht, dass die Zwitterblüte die Stammform der Compositenblüten sei, wurde schon von Warming, Hildebrand u. Anderen ausgesprochen, allerdings auch wieder bezweifelt, z. B. von Hänlein. Hildebrand (I), der der erste und einzige Botaniker gewesen, der sich in umfassender Weise mit der phylogenetischen Blütenuntersuchung der Compositen beschäftigte, kommt zu dem Resultat: „wir wüssten nichts anzuführen, was darauf hindeutet, dass die Compositenzwitterblüten aus eingeschlechtigen entstanden." Er hat seine Vermutung in betreff der Priorität des Zwitterstadiums bei den Compositen nicht als Tatsache angeben können, weil es ihm nicht gelungen ist, den Zusammenhang der eingeschlechtigen und geschlechtslosen Blüten mit den zwitterigen in lückenloser Weise an ein und derselben Species zu beobachten. Er hat entweder nur Bruchstücke aus Entwicklungsreihen gefunden, oder seine Reihen sind zu hypothetischer Natur, da er sie aus Beispielen von verschiedenen Species, Gattungen, Tribus etc. zusammensetzte. Seine an 30 Species der Compositen gemachten Beobachtungen sind immer scharf und exact, die Schlussfolgerungen aber oft verfehlt, woran wohl meist der Mangel an Vergleichsmaterial Schuld ist.

Um Hildebrands Fehler zu vermeiden, habe ich versucht, möglichst vollständige Entwicklungsreihen innerhalb derselben Species, desselben Individuums oder Köpfchens zu finden. Trotzdem sind Lücken in den Entwicklungsreihen oft wegen der mangelhaften Beschaffenheit von Qualität und Quantität des Untersuchungsmaterials unvermeidlich gewesen. Benutzt wurden für die Arbeit die Herbarien des Polytechnikums Zürich, das der Universität Zürich (Prof. Schinz), der Universität München und ferner die Herbarien der Herren: Barbey-Boissier in Chambésy bei Genf; Dr. Bernoulli in Basel; A. Käser in Zürich (Hieracien) und Prof. Dr. K. B. Lehmann in Würzburg. Frisches Material habe ich hauptsächlich für die Untersuchung von Gnaphalieen, Radiaten und Liguliflоren benutzt. In allen wichtigeren Fällen ist, wenn die Bestimmung des Materials zweifelhaft erschien, mit Hilfe von Specialwerken nachkontrolliert, in unwichtigen eine unsicher bestimmte Species übergangen worden. Trotzdem ist hie und da eine fehlerhafte Bestimmung nicht ausgeschlossen.

Die Zahl der untersuchten Arten beträgt 458. Da diese Zahl neben den 10000 existierenden Arten eine sehr geringe ist, suchte ich dem Mangel dadurch zu begegnen, dass ich aus jeder Tribus und Subtribus Vertreter zur Untersuchung wählte. Eine besondere Berücksichtigung fanden die *Inuleae-Gnaphalinae*, von deren 48 Gattungen ich 34 untersuchte. Unter diesen prüfte ich wiederum die Gattung *Gnaphalium* am vollständigsten und zwar von 120 existierenden Arten 101.

Die Arbeit zerfällt in einen speciellen und in einen allgemeinen Teil. Der erstere enthält, abgesehen von dem Kapitel über *Centaurea Jacea*, nur eigene Untersuchungen. Der letztere besteht aus teilweise von einander unabhängigen Abschnitten, die die Resultate des speciellen Teiles zusammenfassen, erweitern und erläutern.

Die Arbeit wurde ausgeführt im botanischen Museum des eidg. Polytechnikums Zürich (Direction Professor Dr. C. Schröter).

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. C. Schröter, spreche ich an dieser Stelle für die vielfachen Anregungen, die er mir während meiner Studienzeit und besonders bei dieser Arbeit hat zuteil werden lassen, meinen herzlichsten Dank aus.

Auch all den anderen Herren, die mich durch Vermittlung von Materialien oder in anderer Weise unterstützt haben, insbesondere Herrn Prof. Dr. Radlkofer, in dessen Institut in München ich während des Wintersemesters 1899—1900 gearbeitet habe, fühle ich mich zu Dank verpflichtet.

Zürich, im October 1900.

Die Verfasserin.

Spezieller Teil.

Die Schemata der Blüten-Differenzierung bei den Compositen.

A) **Erläuternde Vorbemerkungen.**

Die Darstellung der Schemata erfordert einige Erläuterungen über ihre Construction und über einige terminologische Fragen.

a) **Die Construction der Schemata**

basiert auf einer Reihe im Verlauf der Arbeit erkannter Gesetzmässigkeiten. Einer einheitlicheren und bequemeren Anordnung wegen ist das Resultat vorweg genommen worden, dass die röhrenförmige Zwitterblüte die Stammform ist; obgleich der Beweis hiefür sich erst im Laufe oder zum Schlusse der Arbeit geben lässt. Das Verfahren bei den Beobachtungen war folgendes: Die verschiedenen innerhalb eines Köpfchens, Individuums oder einer Species gefundenen Blütenformen wurden in eine Reihe geordnet, indem ich stets die nächst ähnlichen Blüten auf einander folgen liess. In vielen Fällen ergab sich dabei eine continuierliche Entwicklungsreihe von der röhrenförmigen Zwitterblüte bis zu einer mehr oder weniger differenzierten Form, differenziert in Bezug auf die Reproductionsorgane oder auf die Corolle oder gleichzeitig auf beide Teile. Dabei beobachtete ich, dass die Aufeinanderfolge der Blüten in der Entwicklungsreihe genau übereinstimmt mit der Anordnung der Blüten auf einem Radius, und zwar so, dass die Zwitterblüten die Mitte einnehmen, die am weitesten abweichenden Formen die Peripherie und die Uebergangsformen die dazwischen liegenden Kreise des Köpfchens. Die hieraus sich ergebenden Gesetzmässigkeiten waren für die Untersuchungen ein wesentliches Hilfsmittel; sie lassen sich folgendermassen ausdrücken:

1. Die als Urform sich erweisende röhrenförmige Zwitterblüte befindet sich immer im Centrum des Köpfchens; die am höchsten modifizierte Form steht an der Peripherie.

2. Alle auf demselben Blütenkreise stehenden Blüten sind gleich oder nahezu gleich.

3. Jede der in basipetaler Richtung aufeinander folgenden Blüten eines Köpfchens repräsentiert die Eigenschaften der nächst vorhergehenden in einem höheren Entwicklungsgrade (nur bei vollständigen Entwicklungsreihen gültig).

4. Bei allen von mir untersuchten Arten waren alle Köpfchen eines Individuums einander gleich.[1])

Mit Hilfe dieser Gesetzmässigkeiten habe ich versucht, die Blütenentwicklung schematisch darzustellen. Es zeigte sich, dass zweierlei Schemata erforderlich waren. Die einen, für die Entwicklung der Einzelblüten eines Köpfchens geltend, sind derart construiert, dass jeder Blüte ein Kreis entpricht. Neben diesem Kreise wird über die Zahl und Beschaffenheit der vorhandenen Blütenorgane kurz referiert. Die anderen geben die Entwicklung der Blütenköpfchen. Jeder Kreis repräsentiert hier also ein ganzes Köpfchen, dessen verschiedene Blütenformen durch jeweils erklärte Zeichen angegeben sind. Die Zahl der Zeichen stimmt nicht mit derjenigen der Blüten überein, ebensowenig entsprechen die in den Hauptkreisen befindlichen secundären, tertiären etc. Kreise der thatsächlichen im Köpfchen vorhandenen Zahl der Blütenkreise; denn es sind nur immer die charakteristischen, von einander deutlich verschiedenen Blüten in Betracht gezogen worden. Lücken in den

[1]) Möglicherweise sind bei geocarpischen Arten die unter- und oberirdischen Köpfchen auch puncto Geschlechterverteilung verschieden; ich konnte solche nicht untersuchen.

Entwicklungsreihen sind durch Radspeichen bezeichnet worden. Diese hypothetischen Kreise sind im Laufe der Untersuchungen häufig durch reelle Formen ersetzt worden, und es ist daher wahrscheinlich, dass, nach in grösserem Massstabe ausgeführten Beobachtungen, sich noch manche Reihe wird vervollständigen lassen.

Ueber alle gefundenen Entwicklungsmöglichkeiten der Blüten und über die Geschlechterverteilung innerhalb des Köpfchens geben zwei Generalschemata eine allgemeine Uebersicht.

Zu jedem Kapitel gehört ein besonderes Schema, A. für die Entwicklung der Einzelblüten, B. für die Blütenköpfchen.

Die Abbildungen sind mit wenigen Ausnahmen mit der Camera lucida gezeichnet. Die Vergrösserung ist jeweils angegeben.

b) Die röhrenförmige Zwitterblüte[1])

(Urform) setze ich als bekannt voraus.

c) Uebergangsform und Dauerform.

Der Begriff einer „Uebergangsform“ setzt eigentlich den einer „Endform“ voraus; da es aber im Grunde genommen keine Endformen giebt, brauche ich den Ausdruck „Dauerform“.

Theoretisch erscheint diese Einteilung der Blüten willkürlich und schwierig, denn, betrachten wir eine complicierte Compositenblüte, die sowohl der Fruktifikation als auch der Anlockung von Insecten zu dienen imstande ist, so sind wir geneigt, in dieser Blüte einen Endzustand zu sehen, weil wir uns nicht vorstellen können, welche Modification sie noch erleiden könnte. Sobald wir eine andere Species finden, die ausser diesen Blüten noch weiter differenzierte enthält, zeigt es sich, dass diese sogenannten „End- oder Dauerformen“ der einen Pflanze für eine andere nur „Uebergangsformen“ sind. Diese beiden Formbegriffe sind also nur relativ. Ein praktisches Beispiel möge den Sinn erläutern, in dem diese Ausdrücke in der Arbeit angewandt werden. (Siehe Generalschema Tafel I.)

Die am Fusse des Stammbaumes stehende röhrenförmige Zwitterblüte ist eine Dauerform; denn beide Geschlechter sind vollkommen ausgebildet; in allen Blütenteilen herrscht Gleichgewicht. Die Blüte ist ein abgeschlossenes Ganzes.

Auf die Zwitterblüte folgt eine Form, die etwas Unfertiges darstellt (F. 1). Die Kronröhre ist nach $^2/_3$ gespalten, 3 Zipfel sind teilweise und ungleich mit einander verwachsen. Diese Blüte ist relativ selten zu finden und ist weder als Röhren- noch als Lippenblüte zu bezeichnen, es ist eine Uebergangsform.

Anders verhält sich Blüte F. 2, deren Krone für den Augenblick wenigstens eine definitive Form erreicht hat, sie ist deutlich lippig. Viele Species besitzen nur diese Blüten, die ihrer Vollständigkeit und Permanenz wegen „Dauerformen“ genannt werden können.

Eine weitere Blüte (F. 3) ist wiederum Uebergangsform, obwohl sie die gleiche lippige Krone besitzt, wie Blüte F. 2, denn ihre männlichen Organe sind rudimentär geworden; es sind nur 2 Antheren vorhanden. Die Blüte ist weder vollständig hermaphrodit noch weiblich. Die folgende Form, eine weibliche Lippenblüte, ist wiederum Dauerform.

Nach Obigem sind folgende Definitionen möglich:

Eine Dauerform ist eine Form, die durch ihr überwiegendes Vorkommen bei einer Species oder einer Reihe von Species eine bleibende Anpassungsstufe documentiert. Sie ist durch das Fehlen rudimentärer Organe ausgezeichnet.

Eine Uebergangsform besitzt stets rudimentäre oder unvollkommen ausgebildete Organe und zeigt starke Tendenz zum Verschwinden. Ihre Existenz ist also nur vorübergehend notwendig gewesen, um den Uebergang von einer Station zur anderen zu vermitteln. Diese Stationen sind eben die Dauerformen.

[1]) Siehe pag. 5, Fig. 1.

In einigen Fällen, wo die bisher gebräuchliche Terminologie für die Geschlechterverteilung auf einem Individuum nicht ausreichte, habe ich neue Bezeichnungen einführen müssen:

Als „Gynöcie“ bezeichne ich den Fall, wo sämtliche Blüten eines Individuums rein weiblich sind. Nicht nur bei den Compositen, sondern auch in anderen Familien kommt es häufig vor, dass rein weibliche Individuen vorhanden, während rein männliche fehlen.

Wenn ein Autor die Beobachtung macht, dass ein gynomonöcisches Individuum rein weiblich wird, so spricht er von „Uebergang in die Diöcie“. Diese Bezeichnung ist aber unlogisch, weil die Diöcie eben immer die Existenz eines männlichen Individuums voraussetzt. Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte ist der Ausdruck „Diöcie“ auch nicht anwendbar, denn aus einem gynomonöcischen Individuum kann auf direktem Wege eben nur ein weibliches Individuum entstehen, also „Gynöcie“ und nicht „Diöcie“, die stets zwei Individuen erfordert, die sich noch dazu auf verschiedenem Wege entwickelt haben.

Aus analogen Gründen ist der Ausdruck „Andröcie“ für ein rein männliches Individuum angewendet worden.

Die Formen der Geschlechterverteilung mit neutralen Blüten bezeichne ich nach dem Vorgang von Errera und Gevaert mit Agamo —.

Agamohermaphroditismus: zwitterige und geschlechtslose Blüten auf demselben Individuum. (Vor dem zweiten Wort muss natürlich ein „und“ gedacht werden.) Analog sind folgende Ausdrücke gebildet.

Agamogynöcie: weibliche und geschlechtslose Blüten auf demselben Individuum.

Agamandröcie: männliche und geschlechtslose Blüten auf demselben Individuum.

Agamogynomonöcie: zwitterige, weibliche und geschlechtslose Blüten auf demselben Individuum.

Diese und die übrigen schon gebräuchlichen Termini genügen, um alle bis jetzt bekannten Arten der Geschlechterverteilung innerhalb eines Individuums zu bezeichnen.

B) **Vorführung der einzelnen Schemata.**

Schema I.

Sämtliche Blüten zwittrig und röhrenförmig.

Der einfachste Fall in Blütenform und Verteilung ist der, wo alle Individuen einer Art die gleiche röhrenförmige Zwitterblüte besitzen; mit ihm beginnen wir daher die Reihe der Schemata. Die Darstellung ist sehr einfach. Ein Kreis stellt die Einzelblüte, ein zweiter das Blütenköpfchen dar. In Fig. 1 ist eine Blüte von *Myriocephalus nudus* abgebildet. Diese röhrenförmig zwittrige Urform ist auch allen übrigen zu diesem Schema angeführten Species eigen; allerdings kann die Form der Kronröhre variieren, sie ist bisweilen auch glocken- oder trichterförmig.

Die 76 untersuchten Arten gehören natürlich sämtlich den Tubulifloren an, von denen 12 Tribus hier vertreten sind. Die 4 übrigen sind in anderen Schemata behandelt, da sie, streng genommen, nicht hierher, sondern zu den Labiatifloren, Radiaten etc. gehören, die Hoffmann alle unter dem Namen „Tubulifloren“ zusammenfasst.

Die Angaben in der Litteratur stimmen im grossen und ganzen mit den von mir gemachten Beobachtungen überein. Ausnahmen bilden die Gattungen *Ifloga (Trichogyne)* und *Gnaphalium*. Die Blütenköpfchen von *Ifloga* sollen sowohl nach Hoffmann als nach Bentham und Hooker central unfruchtbare Zwitterblüten, am Rande weibliche Fruchtblüten enthalten. Es besitzen aber

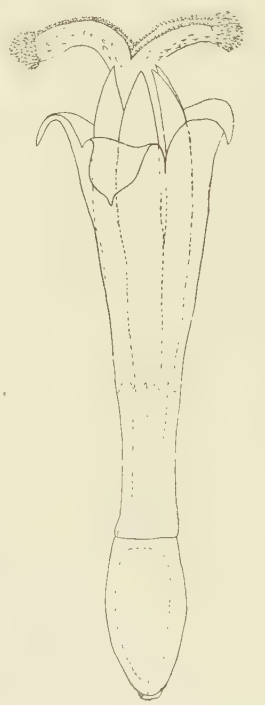


Fig. 1. 37/1
Myriocephalus nudus.

sowohl *Trichogyne cauliflora* als auch *Ifloga Fontanesii* Köpfchen mit lauter röhrenförmigen Zwitterblüten. Es ist jedoch wohl möglich, dass ausserdem auch noch monöcische Köpfchen existieren.

Die Gattung *Gnaphalium* ist nach Hoffmann nur gynomonöcisch, 2 Species fand ich jedoch hermaphrodit.

Schema I A.
Einzelblüte.

Zwitterblüte (röhrenförmig). Kronz. 5. Anth. 5. Ovulum. Drüse. Griffel geteilt, mit Papillen und Fegehaaren.

Schema I B.
Blütenköpfchen.

♀♂R = röhrenförmige Zwitterblüte.

Nach Schema I verhalten sich folgende der untersuchten Arten:

Tubuliflorae — Vernonieae
Vernonieae — Vernoninae
Vernonia plumbaginifolia
„ *Venzlii*
„ *Dregeana*
„ *Krausii*
„ *hirsuta*
„ *cinerea*
„ *nudiflora*
Ethulia conyzoides
„ *angustifolia*
„ *gracilis*
„ *Rueppelii*
Sparganophorus Vaillantii
Ampherephis cristata
Botrioclyne Schimperi
Tubuliflorae — Eupatorieae
Eupatorieae — Piquerinae
Gymnocoronis subcordata
Phania multicaulis
Eupatorieae — Ageratinae
Ageratum conyzoides
Stevia crenata
Eupatorium cannabinum
Eupatorieae — Adenostylinae
Adenostyles albifrons
Tubuliflorae — Astereae
Astereae — Grangeinae
Aplopappus ericoides
Astereae — Conyzinae
Linosyris vulgaris
Astereae — Solidaginae
Bigelonia nudata
Tubuliflorae — Inuleae
Inuleae — Filaginae
Ifloga Fontanesii
Trichogyne cauliflora
Inuleae — Gnaphalinae
Helipterum canescens
„ *gnaphaloides*
Helipterum speciosissimum
„ *filiforme*
„ *anthemoides*
Helichrysum allioides
„ *angustifolium*
„ *crassifolium*
„ *arenarium*
„ „ *var. stenophyllum*
„ *argenteum*
„ *armenum*
„ *hebelepis*
„ *horridum*
„ *intermedium*
„ *lacteum*
„ *Lambertianum*
Gnaphalium lanatum
„ *acuminatum*
Amobium alatum
Toxanthus Mülleri
Acroclinium roseum
Dimorpholepsis australis
Cassinia aculeata
„ *denticulata*
„ *spectabilis*
„ *fulvida*
Ixiolaena tomentosa
„ *chrysantha*
Podotheca gnaphaloides
Millotia tenuifolia
Rutidosis pumila
Pithocarpa corymbulosa
Ixodea achilleoides

Humea elegans
Waitzia corymbosa
Inuleae — Angianthinae
Calocephalus lacteus
Caesulia axillaris
Myriocephalus nudus
Angianthus humifusus
Gnephosis arachnoidea
Pachysurus angianthoides
Cephalipterum Drummondii
Gnaphalodes uliginosum
Inuleae — Buphthalminae
Sphacophyllum Holstii
Chrysophthalmum montanum

Tubuliflorae — Heliantheae
Helianth. — Lagascinae
Lagascea mollis
Tubuliflorae — Helenieae.
Hel. — Iaumineae
Iaumea linearifolia
Hel. — Heleninae
Perityle incana
Hymenopappus luteus
Tubuliflorae — Anthemideae
Anth. — Anthemidinae
Athanasia crithmifolia
Tubuliflorae — Arctotideae
Arct. — Gundelinae
Gundelia Tournefortii

Schema II.

Sämtliche Blüten zwittrig, lippenblütig.

Zahlreiche Species der Mutisieen besitzen Blütenköpfchen, die aus lauter scheinbar gleichförmigen zwittrigen Lippenblüten bestehen. Im folgenden soll gezeigt werden, in welcher Weise diese Formen von den Röhrenblüten des vorigen Schema abgeleitet werden können.

In Fig. 2 sind 4 Blüten von *Plazia daphnoides* dargestellt; sie stammen aus ein und demselben Köpfchen und folgen derart aufeinander, dass a die centralste, d die äusserste Stellung einnimmt. a ist die röhrenförmige Zwitterblüte. Durch eine prinzipiell einfache Veränderung, die sich nur auf die Kronzipfel bezieht, wird eine neue, von a

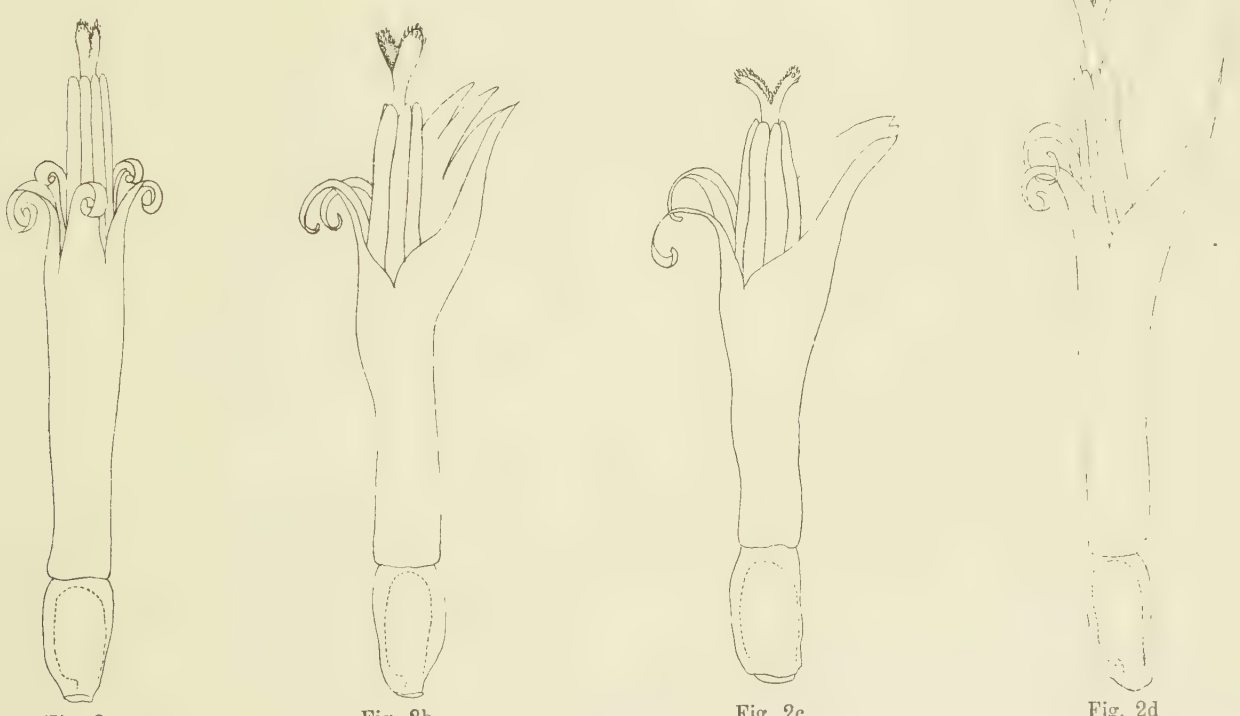
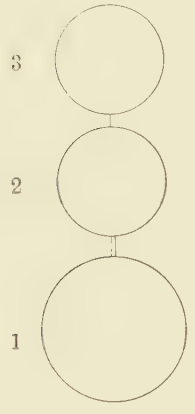


Fig. 2a Fig. 2b Fig. 2c Fig. 2d

Fig. 2. Plazia daphnoïdes

äusserlich sehr abweichende Form d erreicht Es findet hier ein Uebergang der Actinomorphie in die Zygomorphie statt. Der Vorgang ist folgender: Von den 5 Kronzipfeln der Blüte a verwachsen 3 teilweise miteinander und bilden die der Mutteraxe abgekehrte Unterlippe, während die ihr zugekehrten 2 freien[1]) Zipfel die Oberlippe darstellen (b). Die Verwachsung kann noch weiter gehen (c), so dass nur 3 Zähnchen der Unterlippe ihre Entstehung verraten. Oft verschmelzen auch diese mit einander und die Lippe wird dadurch ganz einheitlich. Durch eine Streckung der Unterlippe prägt sich der Lippencharakter noch weiter aus, wie bei d, der Dauerform, ersichtlich. Bei einigen Mutisieen zeigen die 2 Zipfel der Oberlippe eine Neigung zum Rudimentärwerden. Die Lippenblüte tendiert also in eine Zungenblüte überzugehen. Dass auf diesem Wege das Zungenstadium wirklich erreicht werden kann, wird in einem anderen Schema gezeigt werden.

Schema II A.
Entwicklung der Einzelblüten.

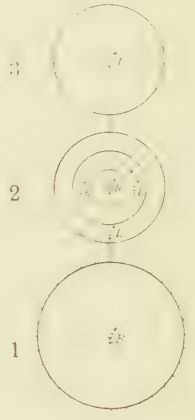


Zwitterblüte (lippig).
3 Kronz. fast bis zur Spitze oder ganz verwachsen. Sonst wie unten.

Uebergang von ⚥*R* — ⚥*L*
3 Kronz., teilweise verwachsen, 2 frei. Sonst wie unten.

Zwitterblüte (röhrenförmig).
Kronz. 5. Anth. 5. Ovulum. Drüse. Griffel geteilt, m. Papillen u. Fegehaaren.

Schema II B.
Entwicklung der Blütenköpfchen.
(Stadium 1 ist hypothetisch!)



⚥*R* = röhrenf. Zwitterblt.
⚥*R* ⚥*L* – Uebergang.
⚥*L* = lippige Zwitterblt.

Tubuliflorae — Mutisieae.
Mutisieae — Gochnatinae
Plazia daphnoides
Mutisieae — Nassauvinae
Homoianthus squamosus
Tritis stricta
„ *pallida*
Tritis divaricata
„ *acanthoides*
„ *paniculata*
Leuceria peduncularis
„ *senecioides*
Strongyloma axillare
Panargyrum (Nassauvia) spinosum

Die schematische Darstellung der Entwicklung der Einzelblüten zeigt Schema II A. Der erste Kreis gilt der röhrenförmigen Zwitterblüte, der zweite der Uebergangsform. Im vorliegenden Falle sind zweierlei Uebergänge der Bequemlichkeit halber in denselben Kreis gefasst; in Wirklichkeit ist die Zahl derselben oft noch eine viel grössere, denn die Entwicklung erfolgt eben nicht sprung- sondern stufenweise. Die zwittrige Lippenblüte als Dauerform ist durch den dritten Kreis dargestellt. Analog gestaltet sich die Entwicklung der Blütenköpfchen. Species, die noch Individuen

[1]) Die Ausdrücke „frei“ und „verwachsen“ sind streng genommen für die Zipfel der Lippen nicht anwendbar, denn sie sind ja alle mehr oder weniger verwachsen. Um Umschreibungen zu vermeiden, sei es hier dennoch gestattet, diese Ausdrücke anzuwenden.

mit lauter Röhrenblüten besitzen, fand ich nicht mehr; Kreis 1 ist also hypothetisch. Es enthalten überhaupt weitaus die meisten Köpfchen der lippenblütigen *Mutisieen* nur Dauerformen. Uebergänge von Röhren- zu Lippenblüten werden jedoch auch von Bentham erwähnt. Von den im Schema angeführten Species fanden sich nur bei zweien Uebergänge.

Es sind Repräsentanten aus allen 3 Gruppen der Tribus der Mutisieen untersucht worden. Die heterogamen *Gerberineen* werden im Schema XI behandelt. Die homogam-lippenblütigen *Nassauvineen* zeigten keine Abweichungen von den Angaben der Systematiker. Nur die Gattung *Plazia,* die von Hoffmann zu den *Gochnatinae* gerechnet wird, weil ihre homogamen Species actinomorph sein sollen, bildete eine Ausnahme, denn *Plazia daphnoides* zeigte die vollständige Entwicklungsreihe von der Röhren- bis zur Lippenblüte.

Schema III.

Sämtliche Blüten zwittrig und zungenförmig.

Die Tribus der *Liguliflorен* zeichnet sich durch ihre ausserordentliche Homogenität aus. Sämtliche Gruppen sind zwittrig und zungenförmig. Einige Species besitzen nach Murr allerdings auch noch röhrenblütige Exemplare, aber ausser diesen stets auch noch zungenblütige.

Die zwittrige Zungenblüte lässt sich sehr leicht von der röhrenförmigen Urform ableiten. Köhne, der die ontogenetische Entwicklung dieser Zungenblüten verfolgte, schreibt: „Die Zungenblüten der *Cichoriaceen* weichen nur in einem Punkte von der normalen Entwicklung der Blumenkrone ab. Es ist nämlich die Röhre der Corolle von Anfang an oberhalb der Abtrennungsstelle der Stamina zwischen den beiden nach hinten stehenden Blumenblättern der Länge nach aufgeschlitzt.“ Somit erklärt sich auch die Fünfzahl der Kronzipfel resp. Zähne bei den Zungenblüten. Köhnes Beobachtungen fand ich bestätigt. Als ich darauf ein Köpfchen mit Röhren- und Zungenblüten von *Hieracium barbatum* untersuchte, fiel mir die Aehnlichkeit zwischen der phylogenetischen und ontogenetischen Blütenentwicklung auf. Betrachten wir in Fig. 3 die Blüten von *Hieracium barbatum.* Die Urform ist a, sie stammt aus einem Köpfchen mit im übrigen normalen Zungenblüten, b ist Uebergangsform. Von der Abtrennungsstelle der Stamina an aufwärts ist diese Blüte wohl aufgeschlitzt, ihr oberer Kronteil jedoch hat sich nicht zungenförmig gestreckt, sondern die Länge der gewöhnlichen röhrenförmigen Zwitterblüte beibehalten. Man könnte diese Blüte für eine noch jugendliche Form der normalen Zungenblüten halten, bei der eine Streckung des oberen Kronteils noch nicht stattgefunden hat. Allein ein Blick auf die Zeichnung zeigt, dass die Sexualorgane vollständig entwickelt sind, dass sie sogar das zweite, weibliche Stadium erreicht haben. Diese Blüte verharrt also zeitlebens auf einem Entwicklungsstadium, welches demjenigen der jugendlichen Blüten der normalen Zungenform entspricht. e repräsentiert die normale Zungenblüte, die mit der Urform durch zahlreiche Zwischenformen verbunden ist. Es giebt Blüten-

Fig. 3a Fig. 3b Fig. 3c

Fig. 3. Hieracium barbatum. 37/1.

köpfchen, die nur aus solchen Uebergängen bestehen; oft findet man sie aber auch unter sonst normalen Blüten eines Köpfchens. Zahlreiche Uebergangsformen fand ich auch bei *Hieracium rhaeticum*, doch fehlten Köpfchen, die lauter Röhrenblüten enthielten. Nach Murr giebt es jedoch Hieracien,

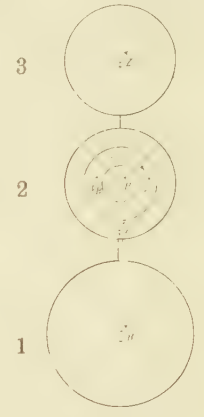
Schema III A.
Entwicklung der Einzelblüten.

Zwitterblüte (zungenförmig).
Kronzipfel ganz oder fast verwachsen.
Vorderer Kronteil stark gestreckt.
Sonst wie unten.

Uebergang von ♂*R* — ♂*L*
5 Kronzipfel, teilweise verwachsen.
Sonst wie unten.

Zwitterblüte (röhrenförmig).
Anth. 5. Kronzipfel 5. Ovulum. Drüse.
Griffel tief geteilt mit Papillen und Fegehaaren.

Schema III B.
Entwicklung der Blütenköpfchen.



♂*R* = röhrenf. Zwitterblüte.
♂*R* ♂*Z* = Uebergang.
♂*Z* = zungenf. Zwitterblüte.

Liguliflorae — Cichorieae
Cichorieae — Dendroseridinae
Rea marginata
Cichorieae — Cichorinae
Cichorium intybus
Lampsana communis
Aposeris foetida
Arnoseris minima
Catananche coerulea
Cichorieae — Leontodontinae
Hypochoeris radicata
„ *glabra*
„ *uniflora*
Picris hieracioides
Leontodon alpestris
„ *hispidus*
„ „ *Var. pseudocrispus*
Tragopogon minor
„ *pratensis*
Cichorieae — Crepidinae
Crepis biennis
„ *tectorum*

mit Uebergängen

mit Uebergängen

nach Murr mit röhrigen Blüten

Crepis virens
„ *paludosa*
Prenanthes purpurea
Lactuca perennis
„ *sativa*
Taraxacum officinale
Chondrilla juncea
Mulgedium alpinum
Hieracium alpinum
„ *glanduliferum*
„ *pilosella*
„ *auricula*
„ *barbatum*
„ *rhaeticum*
„ *tubulosum*
„ *inapertum*
„ *piliferum*
„ *ustulatum*
„ *armerioides*
„ *cirritum*
„ *fulginatum*
„ *murorum*
„ *brachiatum*

bei denen die röhrigen Blüten die fast ausnahmslose Regel bilden; ebenso fand er eine Waldform von *Hieracium brachiatum* ausschliesslich mit Röhrenblüten. Röhrige Formen kommen ferner vor bei:

Hieracium tubulosum, inapertum, ferner *Hieracium piliferum, glanduliferum, ustulatum, armerioides, cirritum* u. s. w. Auch *Taraxacum officinale* wird bisweilen mit durchaus röhrigen Blüten gefunden.

Das Schema für die Blütenentwicklung gestaltet sich sehr einfach, da hypothetische Kreise nicht vorhanden sind.

Ich habe von der artenreichen Gruppe der Cichorieen relativ wenige Arten untersucht, da wegen der Homogenität der Gruppe weitere Abweichungen unwahrscheinlich sind.

Schema IV.

a. Röhrenblütige Gynomonöcisten.

Von den ca. 120 Arten der Gattung *Gnaphalium* habe ich 101 untersucht. Weitaus die Mehrzahl derselben, nämlich 94, erwiesen sich als gynomonöcisch, d. h. alle Individuen besitzen Köpfchen, die central Zwitterblüten, peripherisch weibliche Blüten mit meist schmaler dreizipfliger Kronröhre enthalten. Auf dem Schema sind ausserdem noch 101 Arten anderer Gattungen mit gleicher Geschlechterverteilung angeführt. Ich will versuchen, die Ableitung dieser Gynomonöcisten von den Hermaphroditen zu veranschaulichen.

Es besitzen nicht alle 195 hier angeführten Arten nur die beiden extremen Formen der Zwitterblüte und der randständigen schmalröhrigen weiblichen Blüten. Einige Arten, z. B. *Conyza saxatilis, Gnaphalium candidissimum* und *filiforme* haben in ihren Köpfchen zwischen den beiden extremen Dauerformen noch Uebergangsformen eingeschaltet, die in lückenloser Weise eine Verbindung zwischen ihnen herstellen. Betrachten wir die in Fig. 4 abgebildeten Blüten von *Conyza saxatilis.* Auf a, die normale im Centrum stehende Zwitterblüte, folgt b, die sich von ihr durch rudimentäre Antheren

Fig. 4a1 Fig. 4b Fig. 4c Fig. 4d

Fig. 4. Conyza saxatilis. 37/1.

und die etwas schmälere Kronröhre unterscheidet. Die Antherenrudimente sind bei der nächstfolgenden Blüte (c) ganz geschwunden und die Verschmälerung der Kronröhre ist noch weiter vorgeschritten. Form d endlich repräsentiert die schmalröhrige weibliche Randblüte der grossen Menge der Gynomonöcisten und, wie später gezeigt werden wird, auch der Monöcisten und Diöcisten. In Wirklichkeit sind diese 4 Blütenformen noch durch feinere Abstufungen verbunden; ihre Stellung im Köpfchen ist aber immer die gleiche, nämlich: die extremen Formen zu äusserst und innerst, die Uebergänge in streng phylogenetischer Reihenfolge in der Mitte. Bei den meisten Gynomonöcisten findet man, wie erwähnt, keine Uebergangsformen mehr.

Von besonderem Interesse ist es, dass es Gynomonöcisten giebt, die eine phylogenetisch jüngere Entwicklungsstufe als *Conyza saxatilis* darstellen. Ich fand nämlich 9 Arten, die es überhaupt noch nicht zur Bildung der weiblichen Dauerformen gebracht haben. Ihre Individuen besitzen Köpfchen, die ausser den Zwitterblüten noch einige Reihen Randblüten enthalten, bei denen ausnahmslos noch Antherenrudimente zu finden sind und deren Corollen dementsprechend weitröhriger sind. (Im Speciesverzeichnis bezeichnet mit: Schema A. 1, 2, Schema B. 2.) Von den Systematikern werden sie zu der grossen Menge der übrigen Compositen mit Zwitterblüten und schmalröhrigern weiblichen Randblüten gerechnet, in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht jedoch nehmen sie eine Sonderstellung ein.

Zu erwähnen ist, dass bei allen diesen Umwandlungsphasen der Zwitterblüte der Fruchtknoten unverändert bleibt. Die Honigdrüsen werden dagegen mit der allmählichen Verschmälerung der Corolle immer kleiner. Der Griffel wird stark modificiert. Bei den Zwitterblüten sind die Narbenäste mehr oder weniger stumpf und dick (Fig. 4a2), bei den Uebergangsformen werden sie schlanker, auch die Fegehaare verschwinden allmählich. Den Griffeln der Randblüten ist ihre einstige Nebenfunction als Pollenbürsten überhaupt nicht mehr anzumerken.

Fig. 4a2

Köpfchen mit lauter Zwitterblüten habe ich nicht gefunden; doch ist es wohl möglich, dass rein zwittrige Individuen noch neben den gynomonöcischen existieren.

In dem Schema A kommen Species aus 4 Subtribus vor. Die am zahlreichsten vertretenen *Gnaphalieen* sind als Hermaphroditen auch im Schema I und als Diöcisten auch im Schema VIII erwähnt. Sie weichen also in ihrem Verhalten von den Angaben Hoffmanns, der sie alle als gynomonöcisch bezeichnet, ab. Die zu derselben Gruppe gehörige Gattung *Antennaria* ist nach Hoffmann zweihäusig; 3 Species jedoch fand ich gynomonöcisch. Auch bei *Anaphalis* fand ich 7 gynomonöcische Species, obgleich diese Gattung durch Ueberwiegen des einen oder anderen Geschlechtes zweihäusig sein soll. Die übrigen Species stimmten mit den systematischen Angaben überein.

b. Röhrenblütige Gynomonöcisten mit reducierter Corolle bei den weiblichen Randblüten.

Betrachtet man ein Köpfchen der beschriebenen Species und zwar eines von der Dauerform mit schmalröhrigen weiblichen Randblüten (Schema B, Stadium 4), so lässt sich eine weitere Differenzierung dieser letzteren kaum vorstellen, und doch schliessen sich ihnen zwei interessante Gegenreihen der Entwicklung an. In der einen geht die schon sowieso reducierte Kronröhre der weiblichen Randblüten einem völligen Schwinden entgegen *(Haastia)*, in der anderen gelangt sie zu einer immer stärkeren Ausbildung *(Erigeron)*. Die Zwitterblüten bleiben von allen Umwandlungen unberührt. Betrachten wir zuerst die Reductionsreihe. Von *Haastia Sinclairii* sind in Fig. 5 drei weibliche Blüten abgebildet. Form a ist identisch mit der Randblüte der übrigen Gynomonöcisten; b dagegen zeigt schon eine starke Reduction der Kronröhre, von der nur ein unzusammenhängendes Bruchstück vorhanden ist, das bei d überhaupt ganz fehlt. Nach Hoffmann haben die Randblüten alle kurzröhrige Blumenkronen. Die Blüten mit reducierter oder fehlender Corolle, die ich in der Mehrheit fand, hat er nicht beobachtet.

Bei den Blüten mit fehlender Corolle ist ausser der Drüse nur das Pistill vorhanden. Diese drei Blüten mit ihren noch feineren Abstufungen finden sich entweder in demselben Köpfchen, dann

Fig. 5a Fig. 5b Fig. 5c

Fig. 5. Haastia Sinclairii. 37/1.

a zunächst der Zwitterblüte und c zu äusserst, oder auf verschiedenen Köpfchen. Uebergänge der Zwitterblüte in die weibliche Dauerform fehlen bei *Haastia;* das ist begreiflich, da bei Blüten, deren Differenzierung eine sehr hohe, über die gewöhnliche Grenze hinausgehende ist, die ersten Entwicklungsstadien selten noch erhalten sind. Analog *Haastia Sinclairii* verhält sich *Conyza Roylei.*

c. Röhrenblütige Gynomonöcisten mit vergrösserter Corolle bei den weiblichen Randblüten.

Ein prägnantes Gegenbild zu *Haastia* bilden die meisten Species der Gattung *Erigeron.* Auch hier besitzen die Köpfchen central die Urform, dann weibliche Blüten von der Dauerform, ferner eine Reihe weiterer Formen. Während diese aber bei *Haastia* zu einer immer stärkeren Reduction der Kronröhre führen, gelangen sie bei *Erigeron* zu einer immer stärkeren Evolution, so dass eine lückenlose Stufenleiter von den reducierten Blüten des innersten weiblichen Kreises zu den peripherischen mit wohlausgebildeten Zungen führt. *Erigeron sophiaefolius* und *Erig. spatulatus* zeigen interessanter Weise gar keine Zungenblüten, sie gehören also vollständig zu den gewöhnlichen Gynomonöcisten.

Bei *Erigeron acer* sind die Zungen auch bei den zu äusserst stehenden Blüten schwach entwickelt. *Erigeron alpinus* zeigt von dem innersten Kreise weiblicher Blüten zur Peripherie zu eine vollständige Entwicklungsreihe weiblicher Blüten (Fig. 6).

Die Entwicklung der Zunge findet in der Weise statt, dass drei von den Kronzipfeln der Blüte a sich strecken und zwei im Wachstum zurückbleiben. (Es sei hier bemerkt, dass nicht immer wie zufällig bei *Conyza saxatilis* die Dauerformen nur drei Kronzipfel besitzen, sondern viele Gynomonöcisten konservieren trotz der Schmalheit der Krone alle 5 Zipfel. Siehe auch *Antennaria dioica.*)

Die Figuren 6b—c veranschaulichen die immer stärkere Ausbildung und Verwachsung der drei Kronzipfel; in Wirklichkeit ist die Zahl der Uebergänge eine noch grössere. Die beiden

hinteren Kronzipfel werden im Laufe der Entwicklung immer mehr reduciert und verschwinden bei den peripherischen Zungenblüten meist gänzlich. Bei *Erigeron canadensis* fand ich keine weiblichen Blüten mit reducierten Kronen. Ueberall zeigte sich wenigstens die erste Ausbildungsstufe einer Zunge.

Kirchner hat allerdings auch noch zungenlose weibliche Blüten gefunden. Uebergänge der Urform in die weibliche Dauerform fehlen auch bei *Erigeron.*

Die Systematik wird durch die vielen Uebergangsformen der Gattung *Erigeron* sehr erschwert. Müller (X p. 445) charakterisiert *Erigeron alpinus* als gynomonöcisch mit Dimorphismus der weiblichen Blüten. Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus ist aber der Ausdruck „Dimorphismus" auf die weiblichen Blüten von *Erigeron* bezogen entschieden zu verwerfen; denn es sind nicht zweierlei, sondern vielerlei Blüten vorhanden. Auch der Ausdruck „Polymorphismus" würde hier nicht passend sein; denn jede Blüte ist von der auf dem nächsten Kreise folgenden ja nicht wesentlich verschieden, sondern repräsentiert nur die Eigentümlichkeiten der Nachbarblüten in einer höheren oder niedrigeren Potenz.

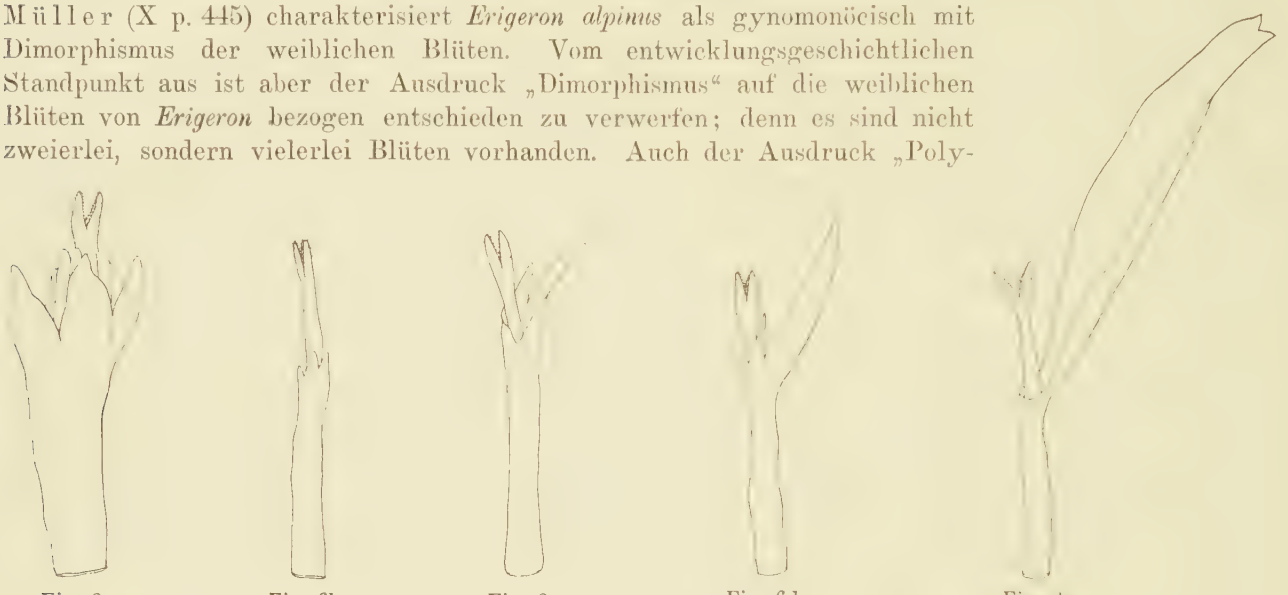


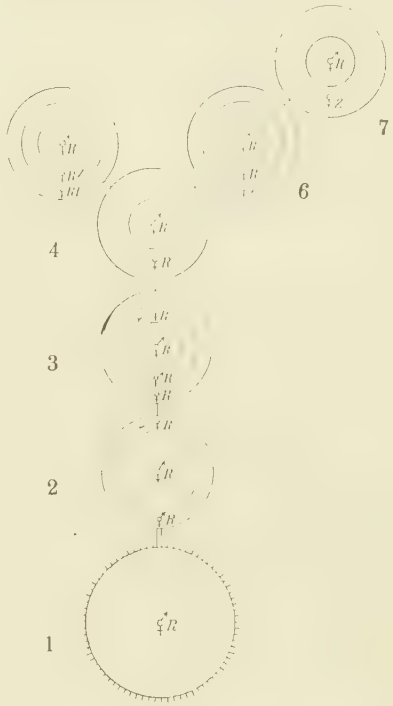
Fig. 6a Fig 6b Fig. 6c Fig. 6d Fig. 6e

Fig. 6. Erigeron alpinus. 15/1.

Der Uebersichtlichkeit halber ist die Entwicklung der röhrenblütigen Gynomonöcisten a und diejenige der sich ihnen anschliessenden Species der beiden Gegenreihen b und c auf demselben Schema veranschaulicht. Bei sämtlichen Species ist angegeben, welche Formen der Schemata A und B vorhanden sind.

Schema IV A.
Entwicklung der Einzelblüten.

Schema IV B.
Entwicklung der Blütenköpfchen.



♀*R* = weibliche Röhrenblüte.
♀*Rr* = weibliche Blüte mit reduzierter Kronröhre.
♀*Rf* = weibliche Blüte mit fehlender Kronröhre.
♀*Z* = weibliche Zungenblüte.

a. Tubuliflorae — Astereae

Astereae — Grangeinae

Solidago Mikropus erectus Sch. A 1, 3. Sch. B 4.

Astereae — Conyzinae

Conyza saxatilis Schema A 1, 2, 3. Schema B 2, 3.
„ *macrophylla* „ 1, 3. „ 4.
„ *lacera* „ 1, 3. „ 4.
„ *pinnatifida* „ 1, 3. „ 4.
„ *pyrrhopappa* „ 1, 3. „ 4.
„ *subularis* „ 1, 3. „ 4.
„ *scabrida* „ 1, 3. „ 4.
„ *Sprengelii* „ 1, 3. „ 4.
„ *stricta* „ 1, 3. „ 4.
„ *arguta* „ 1, 3. „ 4.
„ *umbrosa* „ 1, 3. „ 4.
„ *veronicaefolia* „ 1, 3. „ 4.
„ *viscidula* „ 1, 3. „ 4.
„ *Yungasensis* „ 1, 3. „ 4.

Tubuliflorae — Inuleae

Inuleae — Filaginae

Filago canescens Schema A 1, 3. Schema B 4.
„ *apiculata* „ 1, 3. „ 4.
Filago spatulata Schema A 1, 3. Schema B 4.
„ *arvensis* „ 1, 3. „ 4.

Inuleae — Gnaphalinae

Gnaphalium candidissimum
„ *filiforme* Sch. A. 1, 2, 3. Sch. B. 2, 3.
„ *luteo-album* „ 1, 2, 3. „ 2, 3.
„ *uliginosum* „ 1, 3. „ 4.
„ *supinum* „ 1, 3. „ 4.
„ *norvegicum* „ 1, 3. „ 4.
„ *silvaticum* „ 1, 3. „ 4.
„ *Hoppeanum* „ 1, 3. „ 4.
„ *cynoglossoides* „ 1, 3. „ 4.
„ *confusum* „ 1, 3. „ 4.
„ *multiceps* „ 1, 3. „ 4.
„ *hypoleucum* „ 1, 3. „ 4.
„ *citrinum* „ 1, 3. „ 4.
„ *Vira-vira* „ 1, 3. „ 4.
„ *decurrens* „ 1, 3. „ 4.
„ *undulatum* „ 1, 3. „ 4.
„ *polycephalum* „ 1, 3. „ 4.
„ *pellitum* „ 1, 3. „ 4.
„ *roseum* „ 1, 3. „ 4.

Gnaphalium micranthum	Sch. A	1, 3.	Sch. B	4.
„ *indicum*	„	1, 3.	„	4.
„ *purpureum*	„	1, 3.	„	4.
„ *spicatum*	„	1, 3.	„	1.
„ *americanum*	„	1, 3.	„	1.
„ *involucratum*	„	1, 3.	„	1.
„ *globosum*	„	1, 3.	„	1.
„ *cephaloideum*	„	1, 3.	„	4.
„ *bellidioides*	„	1, 3.	„	1.
„ *fernandezianum*	„	1, 3.	„	1.
„ *melanosphaerum*	„	1, 3.	„	1.
„ *unionis*	„	1, 3.	„	4.
„ *albidum*	„	1, 3.	„	4.
„ *nilagiricum*	„	1, 3.	„	4
„ *oblongum*	„	1, 3.	„	1.
„ *albescens*	„	1, 3.	„	4.
„ *alpigenum*	„	1, 3.	„	4.
„ *attenuatum*	„	1, 3.	„	4.
„ *brachypterum*	„	1, 3.	„	4.
„ *crispatulum*	„	1, 3.	„	4.
„ *filicaule*	„	1, 3.	„	4.
„ *germanicum*	„	1, 3.	„	4.
„ *glomeratulum*	„	1, 3.	„	4.
„ *gracile*	„	1, 3.	„	4.
„ *inornatum*	„	1, 3.	„	4.
„ *oxyphyllum*	„	1. 3.	„	4.
„ *paniculatum*	„	1. 3.	„	4.
„ *polyphyllum*	„	1, 3.	„	4.
„ *Popocatepeccianum*	„	1, 3.	„	4.
„ *rectum*	„	1. 3	„	1.
„ *rhodantum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Roeseri*	„	1. 3.	„	1.
„ *semiamplexicaule*	„	1. 3.	„	4.
„ *stenophyllum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Traversii*	„	1, 3.	„	1.
„ *trinerve*	„	1. 3.	„	4.
„ *undulatum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Weddellianum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Wilmsii*	„	1. 3.	„	4.
„ *Notorianum*	„	1. 3.	„	4.
„ *fusco-luteum*	„	1. 3.	„	1.
„ *leucopilinum*	„	1. 3.	„	1.
„ *Helichrysoides*	„	1. 3.	„	4.
„ *Hudwarianum*	„	1. 3.	„	1.
„ *Steudelii*	„	1. 3.	„	1.
„ *acilepis*	„	1. 3.	„	1.
„ *niliaeum*	„	1. 3.	„	4.
„ *palustre*	„	1. 3.	„	1.
„ *Pancicii*	„	1. 3.	„	1.
Gnaphalium ramosissimum	Sch. A	1. 3.	Sch. B	4.
„ *resedaefolium*	„	1. 3.	„	4.
„ *sarmentosum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Schraderi*	„	1. 3.	„	4.
„ *semidecurrens*	„	1. 3.	„	4.
„ *chilense*	„	1. 3.	„	4.
„ *Berterianum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Bourgovii*	„	1. 3.	„	4.
„ *candicans*	„	1. 3.	„	4.
„ *cheiranthifolium*	„	1. 3.	„	4.
„ *citriodorum*	„	1. 3.	„	4.
„ *collinum*	„	1. 3.	„	4.
„ *cymatoides*	„	1. 3.	„	4.
„ *Domingense*	„	1. 3.	„	4
„ *Einseleanum*	„	1. 3.	„	4.
„ *sphaericum*	„	1. 3.	„	4.
„ *japonicum*	„	1. 3.	„	4
„ *Keriense*	„	1. 3.	„	4.
„ *lavandulaceum*	„	1. 3.	„	4.
„ *leptophyllum*	„	1. 3.	„	4.
„ *linearifolium*	„	1. 3.	„	4.
„ *pauciflorum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Pikleri*	„	1. 3.	„	4.
„ *puberulum*	„	1. 3.	„	4.
„ *pulvinatum*	„	1, 3.	„	4.
„ *purpurascens*	„	1. 3.	„	4
Antennaria margaritifera	„	1. 3.	„	4.
„ *javanica*	„	1. 3.	„	4.
„ *tenella*	„	1. 3.	„	4.
Anaphalis japonica	„	1. 3.	„	4.
„ *araneota*	„	1. 3.	„	4.
„ *cristata*	„	1. 3.	„	4.
„ *linearis*	„	1. 3.	„	4.
„ *nubigena*	„	1. 3.	„	4.
„ *oblonga*	„	1. 3.	„	4.
„ *Wightiani*	„	1. 3.	„	4.
Helichrysum Hochstetteri	„	1. 2.	„	2.
„ *autennarium*	„	1. 2.	„	2.
„ *serpyllifolium*	„	1. 3.	„	4.
„ *spatulatum*	„	1. 3.	„	4.
„ *Sprengelii*	„	1. 3.	„	4.
„ *graveolens*	„	1. 3.	„	4.
„ *atratum*	„	1. 3.	„	4.
„ *ambiguum*	„	1. 3.	„	4.
„ *amorginum*	„	1. 3.	„	4.
„ *apiculatum*	„	1. 3.	„	4.
„ *imbricatum*	„	1. 3.	„	4.
„ *teretifolium*	„	1. 3.	„	4.
Leptorhynchus squamatus	„	1. 2.	„	2.

Chiliocephalum Schimperi	Sch. A 1, 2.	Sch. B 2.
Eriosphaera coriacea	„ 1, 2.	„ 2.
Amphidoxa gnaphaloides	„ 1, 3.	„ 4.
Chevreulia stolonifera	„ 1, 3.	„ 4.
Facelis apiculata	„ 1, 3.	„ 4.
Lasiopogon lanatum	„ 1, 3.	„ 4.
Phagnalon Abyssinicum	„ 1, 3.	„ 4.
„ *saxatile*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *rupestre*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *calycinum*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *aegypticum*	„ 1, 3.	„ 4.
Achyrocline satureioides	„ 1, 3	„ 4.
„ *Schimperi*	„ 1, 3	„ 4.
„ *sclerochlaena*	„ 1, 3.	„ 4.
Lucilia conoidea	„ 1, 3.	„ 4.
„ *Bogotensis*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *macrocephala*	„ 1, 3.	„ 4.
Raoulea glabra	„ 1, 3.	„ 4.
„ *Parkii*	„ 1, 3.	„ 4.
Stuartina Mülleri	„ 1, 3.	„ 4.

Inuleae — Inulinae

Carpesium divaricatum	Sch. A 1, 2.	Sch. B 2, 3.
„ *glossophyllum*	„ 1, 2.	„ 2, 3.
„ *nepalense*	„ 1, 2.	„ 2, 3.
„ *cernuum*	„ 1, 2.	„ 2, 3.
„ *abrotanoides*	„ 1, 3.	„ 4.

Tubuliflorae — Anthemideae

Anthemideae — Chrysantheminae

Artemisia glacialis	Sch. A 1, 3	Sch. B 4.
„ *absinthium*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *Mutellina*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *Abrotanum*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *campestris*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *nana*	„ 1, 3.	„ 4.
Blumea lacera	Sch. A 1, 3.	Sch. B 4.
„ *glandulosa*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *oxyodonta*	„ 1, 3.	„ 4.

Tubuliflorae — Senecioneae

Senecioneae — Senecioninae

Homogyne alpina	Sch. A 1, 3.	Sch. B 6.

b. Tubuliflorae — Astereae

Astereae — Conyzinae

Haastia Sinclairii	Sch. A 1, 3, 4, 5.	Sch. B. 4. 5.
Conyza Roylei	„ 1, 3, 4, 5.	„ 4, 5.

c. Tubuliflorae — Astereae

Astereae — Bellidinae

Erigeron uniflorus	Sch. A 1, 3.	Sch. B 4.
„ *sophiaefolius*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *spatulatus*	„ 1, 3.	„ 4.
„ *alpinus*	Sch. A 1, 3, 6, 7.	Sch. B 6.
„ *angulosus*	„ 1, 3, 6, 7.	„ 6.
„ *Villarsii*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *neglectus*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *Pazensis*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *podolicus*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *Paeppigii*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *Schleicheri*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *glabratus*	„ 1, 3, 7.	„ 6.
„ *canadensis*	Sch A 1, 3, 6, 7 od. 1—6, 7.	„ 6, 7.
„ *acer*	„ 1, 3, 6, 7 „ 1—6, 7.	„ 7.
„ *andicola*	Sch. A 1 – 7.	Sch. B 7.
„ *armeriaefolius*	„ 1—7.	„ 7.
„ *Philadelphicus*	„ 1—7.	„ 7.
„ *poliospermus*	„ 1—7.	„ 7.
„ *purpureus*	„ 1 – 7.	„ 7.
„ *scaposus*	„ 1—7.	„ 7.
„ *Utahensis*	„ 1 - 7.	„ 7.

Schema V.

Sämtliche Blüten röhrenförmig, zwittrig und weiblich. (Gynodiöcisten.)

Die Gattung *Brachylaena* wird von Bentham und Hoffmann (p. 174) als diöcisch bezeichnet; hie und da sollen auch gynomonöcische Formen vorkommen. Von den 6 existierenden Arten habe ich 4 untersucht; sie zeigten ein interessantes Verhalten. Eine Species, *Brachylaena elliptica,* fand ich rein diöcisch, eine andere, *Brachyl. discolor,* bildete einen Uebergang zur Diöcie, denn die zwittrigen Köpfchen sind oft mehr männlich als hermaphrodit. *Brachyl. dentata* fand ich gynodiöcisch und *Brachyl. nereifolia* stellt nur einen Uebergang zur Gynodiöcie dar, weil die weiblichen Blüten noch alle rudimentäre Antheren enthalten, also nicht vollständig weiblich sind. In analoger Weise stellt *Carpesium divaricatum* eine Verbindung zwischen den rein zwittrigen und den

rein gynomonöcischen Individuen her. In Fig. 7 ist die Zwitterblüte von *Brachyl. nereifolia* (a) und ihr Uebergang in die weibliche Form dargestellt. Die Entwicklung der Einzelblüten erfolgt ganz in derselben Weise wie bei den Species des vorigen Schema. Anders verhalten sich die Blütenköpfchen. Es lassen sich aber die Gynodiöcisten, d. h. deren gynöcische Individuen, leicht von den gynomonöcischen ableiten. Wir brauchen uns nur vorzustellen, dass in einem Zwitterköpfchen die Verweiblichung nicht nur die Randblüten ergreift (Gynomonöcie), sondern auch sämtliche centralen Blüten, und die Gynöcie ist erreicht. Sind ausserdem noch hermaphrodite Exemplare erhalten, so ist die Species gynodiöcisch. Es ist nun nicht gesagt, dass jede Species nur eine Geschlechterverteilung besitzt. Im Gegenteil, es ist sehr wohl möglich, dass eine und dieselbe Species sich Bentham gynomonöcisch, Hoffmann diöcisch und mir gynodiöcisch zeigte; denn diese Geschlechterverteiluugen stehen miteinander in engem Zusammenhang. Die Entwicklungsreihe ist folgende:

Fig. 7a Fig. b

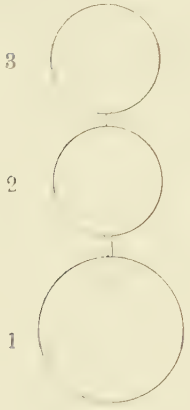
Fig. 7. Brachylaena nereifolia 25/1.

Hermaphroditismus → Gynomonöcie → Gynöcie
Hermaphroditismus → Andromonöcie → Andröcie.

Treten Gynöcie und Andröcie allein bei einer Species auf *(Brachyl. elliptica)*, so ist sie diöcisch. Andromonöcie und Gynöcie bilden eine unvollständige Diöcie *(Brachyl. discolor)*. Hermaphroditismus und Gynöcie = Gynodiöcie *(Brachyl. dentata)* etc. Es sind natürlich auch andere Combinationen möglich und auch vorhanden.

Von den zwei übrigen zu dieser Gruppe gehörigen Gattungen habe ich noch *Tarchonanthus* untersucht. *Tarch. camphoratus* fand ich unvollständig diöcisch (Andromonöcie und Gynöcie). (Siehe Schema VIII.)

Schema V A.
Entwicklung der Einzelblüten.



♀*R* **Blüte.**
Kronz. 3 oder 5. Anth. fehlen. Drüse klein. Ovul. Griffel fast nur mit Papillen.

Uebergang von ♂*R* — ♀*R*
Kronz. 5. Anth. rudimentär. Ovulum. Drüse. Griffel mit Papillen.
(Fig. 7b)

Zwitterblüte (röhrenförmig).
Kronz. 5. Anth. 5. Ovulum. Drüse. Griffel geteilt, m. Papillen u. Fegehaaren.
(Fig. 7a)

Schema V B.
Entwicklung der Blütenköpfchen.

♂*R* röhrenf. Zwitterblüte.
♂*R* → ♀*R* — Uebergang.
♀*R* weibl. Röhrenblüte.

Tubuliflorae — Inuleae
Inuleae — Tarchinanthinae
Brachylaena nereifolia
„ *dentata*

Schema VI.

Blüten zwittrig röhrenförmig, weiblich zungenförmig und neutral zungenförmig.

(Gynomonöcie — Agamogynomonöcie.)

Die Compositen, deren Scheibenblüten zwittrig röhrenförmig und deren Randblüten aus weiblichen oder neutralen Zungenblüten oder aus beiden zugleich besteht, sind auf zwei von einander abweichenden Wegen zu ihrer Entwicklung gelangt.

1. Fall: es beteiligen sich alle fünf Kronzipfel der Röhrenblüte an der Bildung der Zunge.

2. Fall: es beteiligen sich nur drei Kronzipfel an der Bildung der Zunge; die zwei anderen werden rudimentär und sind häufig noch an der völlig entwickelten Blüte sichtbar; oft verschwinden sie aber gänzlich und sind nur durch ontogenetische Untersuchungen bisweilen nachweisbar.

Nach dem ersten Modus entwickeln sich die Blütenköpfchen von *Senecio carniolicus, cordifolius, Anthemis nobilis, cotula* und *Aronicum Clusii,* indem ihre Zwitterblüten unter Beibehaltung der ganzen Weite ihrer Kronröhre und gleichzeitiger Reduction der Stamina sich direct in weibliche Zungenblüten verwandeln. Die Transformation der fünfzipfligen Kronröhre in die Zungenform findet in gleicher Weise wie bei den *Cichoriaceen* (pag. 9) statt, denn auch hier geht die Verschmelzung der Zipfel unter gleichzeitiger Streckung der Zunge vor sich, während an einer Stelle das Wachstum unterbleibt. Bei den *Cichoriaceen* jedoch wird der Hermaphroditismus auch nach Erreichung der Zungenform streng beibehalten, während bei den *Senecioneen* und den sich analog entwickelnden Species, das Rudimentärwerden der Antheren schon sehr frühzeitig, bei *Senec. cordifolius* sogar schon vor jeglicher Modification der Krone beginnt. Betrachten wir die in Fig. 8 a, b, c, d, e, f

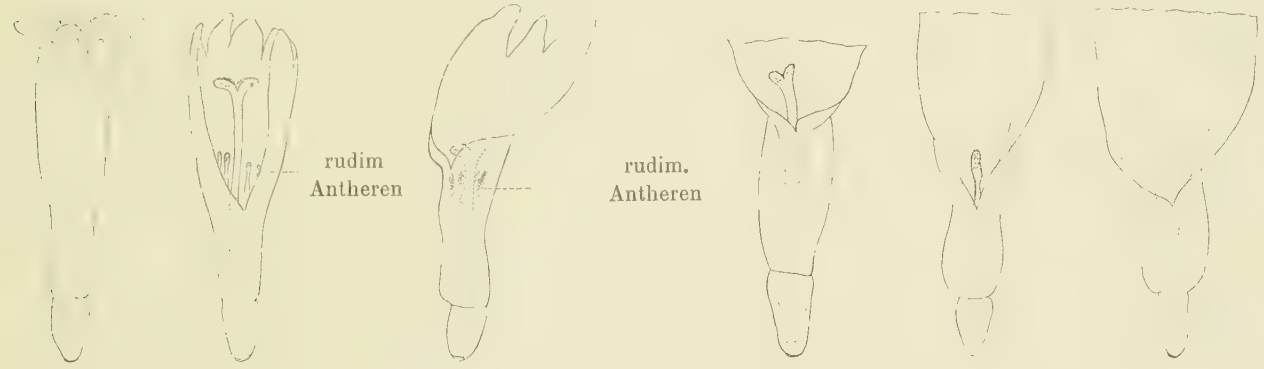


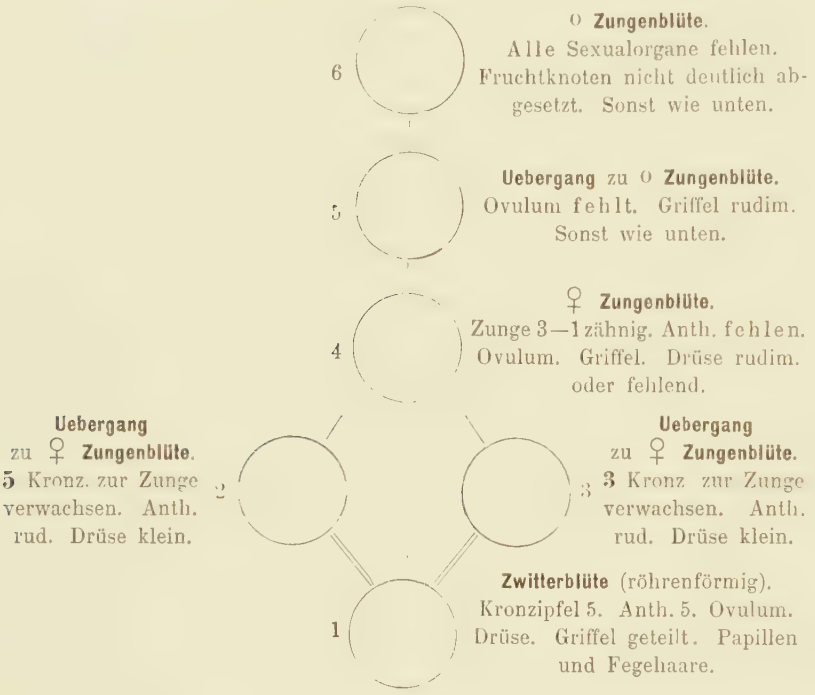
Fig. 8a Fig. b Fig. c Fig. d Fig. e Fig. f

Fig. 8. Anthemis cotula 10/1.

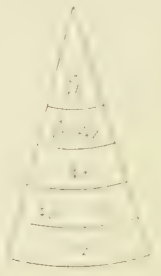
dargestellte Entwicklung von *Anthemis cotula.* Von der centralstehenden Zwitterblüte zu der neutralen zungenförmigen Randblüte führen vier Phasen der Entwicklung. b zeigt noch stark die Röhrenform, fünf Zipfel sind noch deutlich ausgeprägt und die Antheren sind noch rudimentär erhalten. Eine vollständig weibliche Zungenblüte ist d, eine Dauerform. In e ist der Uebergang zur neutralen Blüte dargestellt. Das Ovulum ist verschwunden, am Griffel hat sich nur der eine Narbenast erhalten. Auf diese Uebergangsform folgt f, die völlig neutrale Randblüte. Diese sechs Blütenformen sind oft noch durch eine Reihe feinerer Uebergänge verbunden. Meistens sind die verschiedenen Zungenblüten nicht in ein und demselben Köpfchen enthalten. Einige Köpfchen besitzen z. B. nur weibliche Zungenblüten mit oder ohne Uebergänge zur Zwitterblüte, andere haben lauter neutrale Randblüten, noch andere weibliche und Uebergänge zu neutralen Zungenblüten. Besonders geeignet zur Untersuchung fand ich kultivierte Exemplare; denn, statt dass sich, wie im unkultivierten Zustand, nur 1—2 selten mehr Kreise von Zungenblüten bilden, wandelt sich in diesem Falle auch ein grosser Teil der centralen Zwitterblüten in Zungenblüten um. Bei einem

kultivierten Exemplar von *Anthemis nobilis* konnte ich in demselben Köpfchen die ganze Scala der Entwicklung von der Urform bis zur neutralen Zungenblüte verfolgen, denn: alle Blüten desselben Blütenkreises sind mit seltenen unbedeutenden Abweichungen einander gleich. Stützt man sich auf diese Beobachtung, so kann man leicht schon mit blossem Auge die ungefähre Zahl der in einem Köpfchen vorhandenen verschiedenen Blütenformen konstatieren.

Schema VI A.
Entwicklung der Einzelblüten.



Schema VI B.
Entwicklung der Blütenköpfchen.



♂ *R* = zwittrige Röhrenblüte.
♂ *R* → ♀ *Z* = Uebergang.
♀ *Z* = weibliche Zungenblüte.
♀ *Z* → o*Z* = Uebergang.
o*Z* = neutrale Zungenblüte.

Tubuliflorae — Heliantheae
Heliantheae — Zimnirae
Heliopsis scabra

Tubuliflorae — Anthemideae
Anthemideae — Anthemidinae
1. 2. 3. 4. 5. 6. { *Anthemis Cotula*
„ *nobilis*

Anth. — Chrysantheminae.
1. 4. Chrysanthemum Leucanthemum

Tubuliflorae — Senecioneae
Senecioneae — Senecioninae
Senecio carniolicus
„ *cordifolius*
Aronicum Clusii
Doronicum caucasicum

Was den zweiten Modus der Entwicklung in Zungenblüten betrifft, so konnten noch keine lückenlosen Entwicklungsreihen für die Zungenblüten, bei denen Rudimente der zwei hinteren Kronzipfel noch makroskopisch sichtbar waren und solchen, bei denen der Zeitpunkt ihres Verschwindens noch embryonal nachweisbar, aufgestellt werden. Durchgeführt ist dagegen die vollständige ontogenetische Untersuchung der Entwicklung einer Zwitterblüte und einer weiblichen Zungenblüte von *Doronicum caucasicum* und *Chrysanthemum Leucanthemum*. Sie führte zu dem Resultat, dass im vorliegenden Falle die beiden hinteren Kronzipfel überhaupt nicht mehr gebildet wurden, während die Anlagen zu den Antheren noch deutlich sichtbar waren. An einer jungen weiblichen Zungenblüte von *Heliopsis scabra* sind nach den Zeichnungen von Payer (Pl. 134, 3 à 31) auch die Anlagen zu den hinteren Kronzipfeln vorhanden, sie entwickeln sich aber nicht.

Wie lässt sich nun bei einer Species, die keine Uebergangsformen besitzt, entscheiden, ob sie zum ersten oder zweiten Entwicklungstypus gehört? In einigen Fällen lässt sich die Bestimmung an den erwachsenen Blüten leicht machen. Ist die Zunge z. B. fünfzähnig, so sind eben alle fünf Zipfel zu einer Zunge verwachsen. Ist die Zunge aber dreizähnig, was sehr häufig der Fall ist, so lässt sich durchaus nicht der Schluss ziehen, dass nur drei Zipfel an der Zungenbildung beteiligt sind. *Senecio cordifolius* und *Chrysanth. Leucanthemum* z. B. haben beide dreizähnige Zungen, und doch sind in dem einen Falle fünf, in dem anderen nur drei Zipfel zur Zunge vereinigt. Häufig ist die Zungenspitze vollständig einheitlich und giebt also gar keine Anhaltspunkte für ihre Entstehung. Finden sich bei einer Zungenblüte noch die Rudimente der hinteren Zipfel, so lässt sich sicher annehmen, dass ein, wenn auch noch so kurzes Lippenstadium durchlaufen worden ist; finden sich diese Rudimente nicht mehr, so lässt sich aber nicht der gegenteilige Schluss daraus ziehen. In dem Falle, wo äussere Merkmale fehlen, lässt sich der Entwicklungsgang einer Zungenblüte nur auf ontogenetischem Wege feststellen. Die Phylogenie kann also hier nur durch die Ontogenie ermittelt werden.

Da es sich in dieser Arbeit nicht um specielle systematische Untersuchungen handelt, habe ich die Uebereinstimmuug der Zungenbildung mit der systematischen Verwandtschaft der Species nicht weiter verfolgt. Aufgefallen ist mir aber das Verhalten von *Aronicum.*[1]) Während bei *Aronicum Clusii* durch Uebergangsformen festgestellt werden konnte, dass alle fünf Kronzipfel die Zunge bilden, zeigte eine ontogenetische Untersuchung von *Doronicum caucasicum* (siehe später), dass die beiden hinteren Kronzipfel überhaupt nicht mehr angelegt wurden.

Schema VII.

a. Sämtliche Blüten röhrenförmig, weiblich und männlich. (Monöcisten.)

Die Species um die es sich in diesem Schema handelt, stehen in Bezug auf die Ausbildung ihrer Corolle hinter den meisten vorherbesprochenen zurück, sie sind alle röhrenblütig; ihre Geschlechterverteilung jedoch steht auf einer viel höheren Entwicklungsstufe. Zum erstenmal liegt hier der Fall vor, dass die Zwitterblüte verschwunden oder so gut wie verschwunden ist. (Ausnahme: *Denecia capensis.*)

Die röhrenblütigen Monöcisten besitzen beinahe ausnahmslos an der Peripherie ihrer Köpfchen weibliche Blüten von der schmalröhrigen Dauerform und im Centrum männliche Blüten. In Fig. 9 ist eine männliche Blüte von *Conyza stricta* abgebildet (a). Die Blüte besitzt noch einen Fruchtknoten; er enthält aber kein Ovulum mehr. Der geteilte Griffel ist papillenlos. Wie lassen sich nun diese monöcischen Köpfchen von den rein zwittrigen ableiten?

Kehren wir zu einer nahen Verwandten von *Conyza stricta* zurück, nämlich zu *Conyza saxatilis.* Diese Species war gynomonöcisch und enthielt alle Uebergänge der zwittrigen Blüte zur weiblichen (pag. 11). Bei anderen Species derselben Gattung fehlen die Uebergänge; auf die Zwitterblüte folgt sofort die weibliche Dauerform. Wir haben es hier mit vollkommener Gynomonöcie zu thun. Stelle man sich nur vor, dass die Entwicklung nicht auf diesem Punkte stehen bleibt, sondern dass im äussersten Kreis der Zwitterblüten die Ovula und mehr oder weniger gleichzeitig auch die Narben zu verkümmern beginnen. Die centralstehenden Zwitterblüten bleiben von dieser Modification zuerst unberührt, nach und nach geht das Abortieren des Pistills auch auf sie über.

Fig. 9a Fig. b.

Fig. 9. Conyza stricta 25 1.

[1]) (Section von Doronicum).

Bevor die Köpfchen also die reine Monöcie erreichen, passieren sie ein kurzes trimonöcisches Stadium, in dem dreierlei Blüten verhanden sind, weibliche, männliche und zwittrige. Ein solcher Fall liegt bei *Conyza stricta* vor. Bei manchen Monöcisten, z. B. bei *Anaxeton arborescens,* vielleicht auch innerhalb der Gattung *Conyza,* bleiben die männlichen Blüten nicht auf dem Stadium von Fig. a stehen, sondern es schwinden auch noch die Narbenäste, der Griffel wird also vollständig zu einer Pollenbürste (Fig. 10a). Auch der unnütz gewordene Fruchtknoten kann verschwinden, oder er erhält sich in Form eines festen Stils (b). Es ist mir aufgefallen, dass weitaus bei den meisten Monöcisten das rein männliche Stadium, die Dauerform, nicht erreicht wird. Die Griffelteilung z. B. wird zähe conserviert, auch wenn ein Ovulum nicht mehr vorhanden ist. Zu bemerken ist, dass weibliche Uebergänge nirgends mehr erhalten sind, überall ist die Dauerform erreicht. Aus dieser Erscheinung lässt sich das wichtige Gesetz erkennen, dass die männliche Entwicklungswelle erst dann ansetzt, wenn die weibliche schon vollendet ist. Die rein weiblichen Blüten sind also vor den männlichen entstanden und stellen eine phylogenetisch ältere Stufe dar. Aus dieser entwicklungsgeschichtlichen Priorität der weiblichen Blüten folgt, dass alle Monöcisten einmal die Gynomonöcie haben passieren müssen, als sie sich aus dem Hermaphroditismus zu entwickeln begannen. Den Gynomonöcisten steht also sowohl der Weg zur Gynöcie, wie im Schema V gezeigt worden ist, als auch der zur reinen Monöcie offen.

Fig. 10a Fig. b
Fig. 10. Anaxeton arborescens 25/1.

b. Männliche Röhrenblüten, weibliche Zungenblüten. (Monöcisten.)

An die erste Gruppe der Monöcisten mit weiblichen Röhrenblüten schliesst sich eine zweite mit weiblichen Zungenblüten an.

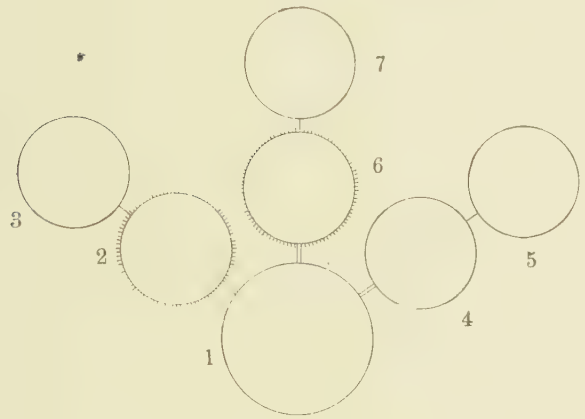
Normale Zwitterblüten konnte ich auch hier nicht feststellen *(Psiadia glutinosa?),* ebenso fehlten Uebergänge zu weiblichen Blüten, während die zu den männlichen Blüten erhalten waren. Nicht alle zu diesem Schema gehörigen Species sind auf die gleiche Weise zu ihrer Zungenform gelangt. Es gelten hier dieselben Gesetze wie bei den Zungenblüten des Schema VI. Es können alle 5 Kronzipfel an der Zungenbildung beteiligt sein *(Silphium ternatum),* oder auch nur 3, in diesem Falle wird ein Lippenstadium durchlaufen, wie ich es bei *Melampodium divaricatum* und *Psiadia glutinosa* ermitteln konnte. Ist die Zunge ein einheitliches Gebilde, und sind auch keine Oberlippenrudimente vorhanden, so lässt sich auch hier nichts über den Entwicklungsgang der Zungenblüte aussagen. Da dies für alle zum Schema angeführten Species (mit Ausnahme der obengenannten) zutrifft, sind ihre Uebergänge der Kürze wegen in einen einzigen Kreis zusammengefasst worden

Fig. 11a Fig. a1 Fig. b Fig. c Fig. d
Fig. 11. Psiadia glutinosa 25/1.

Psiadia glutinosa besitzt im Centrum der Blütenscheibe fast vollständige Zwitterblüten (Fig. 11 a). Ihre Ovula sind normal, der geteilte Griffel trägt auch Papillen (a), doch scheinen sie rudimentär zu sein. Ueber den Zustand der Papillen lässt sich übrigens am Herbarmaterial nichts Positives sagen. Am Rande des Köpfchens stehen Blüten, deren Fruchtknoten ganz abortiert sind, es sind männliche Blüten (b). Von den beiden weiblichen Zungenblüten lässt die eine (c) noch rudimentäre hintere Kronzipfel erkennen.

Auch hier wieder lässt sich die Beobachtung machen, dass die weiblichen Blüten schon weitgehend differenziert sind, während die männlichen erst in der Bildung begriffen sind. Bei einer Species: *Guardalia atriplicifolia* fand ich überhaupt noch keine rein monöcischen Köpfchen.

Schema VII A. Entwicklung der Einzelblüten.



7 ♀ *Z* **Blüte.**
Zunge 3—1zähnig. Drüse oft rudim.
Griffel nur m. Papil. od. rud. Fegeh.

3. ♀ *R* **Blüte.**
Dauerform od. Formen mannigfaltig. Drüse oft rud. Griffel meist nur m. Papillen.

6. **Uebergang** von ♂—♀ *Z* b)
?

5. ♂ **Blüte.**
Ovulum fehlt.
Griffel ungeteilt.
Keine Papillen, sonst wie unten.

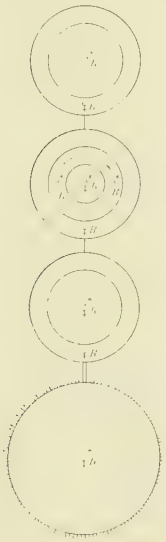
4 **Uebergang** von ♂*R*—♂*R*
Kronz. 5. Anth. 5.
Drüse. Ovul. rud. oder fehlend.
Griffel get.—unget.

2. **Uebergang** von ♂*R*—♀ *R*
Analog den Gynomonöcisten.

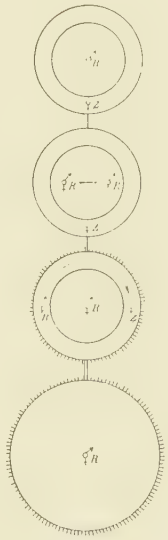
1. **Zwitterblütig** (röhrenförmig)
Kronz. 5. Anth. 5. Ovulum. Drüse
Griffel get. mit Papillen u. Fegeh.

B. Entwicklung der Blütenköpfchen.
Röhrenblütige Monöcisten.

B. Entwicklung der Blütenköpfchen.
Röhren- und zungenblütige Monöcisten.



♂*R* = röhrenf. Zwitterblt.
♀ *R* = » weibl. Blt.
♀ *Z* = zungenf. » »



Tubuliflorae — Astereae.
Astereae — Conyzinae

Conyza rufa	♀ *R* (Randblt.)
„ *Steudelii*	
Conyza verbascifolia	♀ *R* (Randblt.)
„ *stricta*	
Psiadia glutinosa	♀ *Z*
„ *penninervia*	

Tubuliflorae — Inuleae.
Inuleae — Plucheinae.
Sphaeranthus indicus ♀ *R*
„ mollis ♀ *R*
Pterocaulon pycnostachyum ♀ *R*
Denecia capensis ♀ mannigf.
Inuleae — Gnaphalinae
Anaxeton arborescens ♀ *R*
Chionolaena arbuscula ♀ *R*
Phaenocoma prolifera ♀ *R*
Tubuliflorae — Heliantheae
Hel. — Millesinae
Desmanthodium lanceolatum ♀ *R*
Clihadium Aurani ♀ *R*
„ arboreum ♀ *R*
Helianth. — Melampodinae
Melampodium divaricatum ♀ *Z*
Melampodium longipilum ♀ *Z*
Silphium ternatum ♀ *Z*
Helianth. — Ambrosinae
Iva frutescens ♀ *R*
Tubuliflorae — Senecieneae
Senec. — Othonninae
Othonna perfoliata ♀ *R*
Tubuliflorae — Calenduleae
Osteospermum spinosum ♀ *R*
Osteospermum moniliferum ♀ *Z*
„ sonchifolium ♀ *Z*
Calendula officinalis ♀ *Z*
„ „ var. alpestris ♀ *Z*
Guardiola atriplicifolia ♀ *Z*
„ mexicana ♀ *Z*
Baltimora recta ♀ *Z*

c. Zwittrige oder männliche Röhrenblüten, weibliche Blüten mannigfaltig.

Im Anschluss an die beiden vorhin behandelten monöcischen Gruppen sei hier noch eine eigentümliche Species, *Denecia capensis* erwähnt, die sich durch eine erstaunliche Menge verschiedener weiblicher Blütenformen auszeichnet.

Denecia ist sowohl monöcisch als gynomonöcisch. Die Urform (Fig. 12 a) und die Uebergänge zu den männlichen Blüten sind erhalten, während diejenigen zu den weiblichen Blüten fehlen.

Fig. 12a Fig. b Fig. c Fig. d Fig. e Fig. f Fig. g

Fig 12. Denecia capensis 10/1.

Die Randblüten weichen von den gewöhnlichen Dauerformen durch die seltsamen Formationen ihrer Kronzipfel ab. Einige sind beinahe lippig, andere scheinen sich der Zungenform zu nähern (d, e, f, g), sie sind in der Mehrheit. Die Kronzipfel sind ungleich gross, werden jedoch von Hoffmann (pag. 177) als gleich gross angegeben. Die Ungleichheit ist insofern natürlich, als sie durch die Verwachsung von je 2 und 3 Kronzipfeln bedingt wird. Was die männliche Reihe betrifft, so besitzen die Uebergangsformen (b) noch einen wenn auch leeren Fruchtknoten und der schwach geteilte Griffel trägt rudimentäre (?) Papillen. Die rein männlichen Blüten (c) besitzen überhaupt keinen Fruchtknoten und ihr Griffel ist fast ungeteilt.

Die hier behandelten 27 monöcischen Species verteilen sich auf 6 Tribus (von 8 Tribus der Tubulifl.). Die Untergruppe der *Conyzineen* enthält auch gynomonöcische Species (Schema IV). *Denecia capensis* weicht von Hoffmanns Angaben ab, da ich sowohl gynomonöcische als monöcische Species fand, während Hoffmann die Scheibenblüten als unfruchtbare Zwitter bezeichnet.

Schema VIII.

Röhrenblütige Diöcisten.

Es handelt sich in diesem Schema wiederum um Tubulifloren und zwar um die von den Monöcisten im weiteren und engeren Sinn her bekannten Formen der zwittrigen und eingeschlechtlichen Blüten mit ihren Uebergängen. Ich übergehe daher eine Schilderung der Entwicklung der Einzelblüten. Die Figuren von a bis d in Figur 13 lassen den Entwicklungsgang der schmal-

Fig. 13a Fig. b Fig. c Fig. d Fig. e Fig. f Fig. g

Fig. 13. Antennaria dioica 10/1.

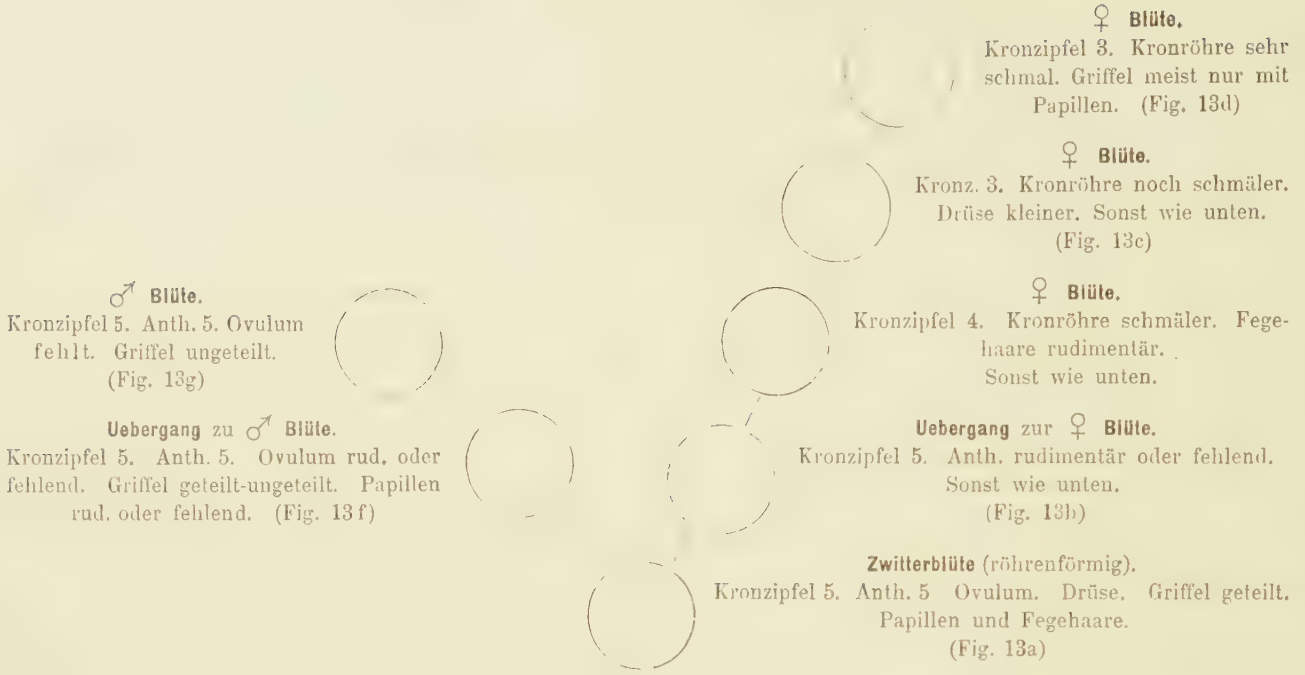
röhrigen Dauerform aus der Zwitterblüte deutlich verfolgen; wir haben ihn übrigens schon bei den Gynomonöcisten (pag. 11) kennen gelernt. Die Figuren e und d sind beide Dauerformen, sie unterscheiden sich nur durch die Zahl der Kronzipfel. Mit der Verschmälerung der Corolle läuft nämlich nicht immer auch eine Reduction in der Zahl der Kronzipfel parallel.

Auch die Entwicklung der männlichen Blüten ist bekannt, sie ist dieselbe wie bei den Monöcisten. Figur f, Uebergangsform, besitzt noch ein Ovulum, der Griffel ist aber ungeteilt. Dagegen ist g rein männlich; denn auch das Ovulum ist verschwunden.

Die Abweichung der zu diesem Schema gehörigen Species von denjenigen der vorhin besprochenen Monöcisten, bezieht sich nur auf die Entwicklung der Blütenköpfchen. Während dort die männlichen und weiblichen Blüten in dem gleichen Köpfchen, resp. auf dem gleichen Stocke entstanden (Monöcie), entwickeln sich in diesem Falle die beiden Geschlechter auf getrennten Stöcken (Diöcie). Ein Blick auf Schema B orientiert über die Phylogenie der Köpfchen. An *Antennaria dioica*, die ich hier der Vollständigkeit ihrer Formen wegen als Beispiel wählte, lassen sich ausser den rein hermaphroditen Köpfchen alle Uebergangsstadien in vollkommener Weise beobachten. Die erste Entwicklung von *Antennaria dioica* entspricht derjenigen der Gynomonöcisten. Die peripherischen Blüten von Stadium 2 zeigen eine Reduction oder ein Fehlen der Antheren, die centralen Blüten dagegen sind hermaphrodit. Auf einem weiteren Stadium (3) sind die äusseren Blüten schmalröhrig geworden; die Reduction des männlichen Geschlechts schreitet acropetal vorwärts, hat aber die centralsten Zwitterblüten intakt gelassen. Stadium 4 stellt ein Köpfchen mit lauter weiblichen Dauerformen dar. Die Drüsen sind bei diesen Blüten besser als z. B. bei den Randblüten der Monöcisten erhalten; denn es sind hier keine anderen honigproducierenden Blüten vorhanden, und die weiblichen Blüten haben allein für die Anlockung der Insecten Sorge zu tragen.

Zu bemerken ist, dass alle Uebergangsformen fructificieren. Analog der weiblichen Reihe entwickelt sich auch die männliche. Bei den rein zwittrigen Köpfchen beginnen die Ovula der

Schema VIII A. Entwicklung der Einzelblüten



♀ **Blüte.**
Kronzipfel 3. Kronröhre sehr schmal. Griffel meist nur mit Papillen. (Fig. 13d)

♀ **Blüte.**
Kronz. 3. Kronröhre noch schmäler. Drüse kleiner. Sonst wie unten. (Fig. 13c)

♂ **Blüte.**
Kronzipfel 5. Anth. 5. Ovulum fehlt. Griffel ungeteilt. (Fig. 13g)

♀ **Blüte.**
Kronzipfel 4. Kronröhre schmäler. Fegehaare rudimentär. Sonst wie unten.

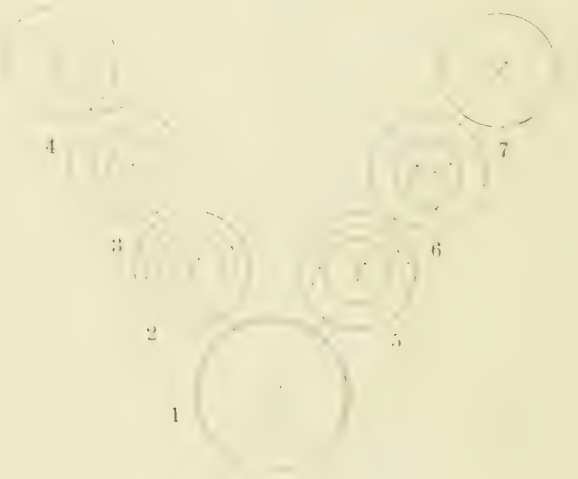
Uebergang zu ♂ **Blüte.**
Kronzipfel 5. Anth. 5. Ovulum rud. oder fehlend. Griffel geteilt-ungeteilt. Papillen rud. oder fehlend. (Fig. 13f)

Uebergang zur ♀ **Blüte.**
Kronzipfel 5. Anth. rudimentär oder fehlend. Sonst wie unten. (Fig. 13b)

Zwitterblüte (röhrenförmig).
Kronzipfel 5. Anth. 5 Ovulum. Drüse. Griffel geteilt. Papillen und Fegehaare. (Fig. 13a)

Tubuliflorae — Inuleae
Inuleae — Gnaphalinae
Antennaria dioica
Tubiliflorae — Astereae
Astereae — Baccharidinae
Baccharis umbelliformis
„ *magellanica*
„ *ferruginea*
Tubiliflorae — Inuleae
Inuleae — Tarchonanthinae
Brachylaena discolor
„ *elliptica*
Tarchonanthus camphoratus
Inuleae — Gnaphalinae
Antennaria dioica
„ *japonica*
„ *magellanica*
„ *monocephala*
„ *racemosa*
„ *luzuloides*
„ *dioica Var. congesta*
„ *Steetziana*
„ *alpina (nur ♀)*
Gnaphalium plantagineum
„ *cinnamomeum*
„ *contortum*

Schema VIII B. Entwicklung der Blütenköpfchen.
(Lauter Röhrenblüten).



Trichogyne decumbens
Tafalla stenophylla
Oligandra lycopodioides
Petalacte coronata
Tubuliflorae — Heliantheae
Heliantheae — Petrobinae
Petrobium arboreum

randständigen Blüten rudimentär zu werden oder zu verschwinden; auch die Narbenäste verkümmern. Stadium 5 ist ein Uebergang zur Andromonöcie, die in Stadium 6 erreicht wird Die peripherischen Blüten sind hier rein männlich. Geht die Reduction des weiblichen Geschlechtes acropetal auf sämtliche Blüten des Köpfchens über, so wird es rein männlich (7). Im Allgemeinen findet keine Correlation beim Abortieren der Ovula und Narbenäste statt. Die männlichen Blüten besitzen bisweilen kaum noch einen Fruchtknoten, während der Griffel noch geteilt ist und umgekehrt. Auch hier wieder beobachtete ich dieselbe Erscheinung, wie bei den Monöcisten, dass das rein männliche Stadium selten erreicht wird. Während die weiblichen Individuen aus lauter Dauerformen bestehen, ist die männliche Reihe über Andromonöcie meist nicht hinausgekommen.

Ausserdem habe ich die gynomonöcischen Uebergänge nur bei *Antennaria dioica* konstatieren können, bei allen ihr verwandten Arten waren sie nicht mehr zu finden. Die weiblichen Charactere werden also zäher festgehalten, als die männlichen. Diese Tatsache lässt sich in allen Entwicklungsreihen von neuem beobachten und ist ein ganz allgemeines Gesetz.

Bei den sogenannten Diöcisten sind also statt rein männlicher Individuen nur andromonöcische oder beide gleichzeitig vorhanden, während in der weiblichen Reihe nur die rein gynöcische Form existiert. Für diese Art der Geschlechterverteilung hat die Terminologie keinen Ausdruck.

Die 22 Species, die ich zu diesem Schema gezählt habe, gehören 3 Subtribus an. In der ersten zeigten sich keine Abweichungen, die zweite ist schon im Schema V besprochen worden.

Zwei ihrer Spezies: *Tarchonanthus camphoratus* und *Brachylaena discolor* waren nicht rein diöcisch, wie sie von Hoffmann (I, pag. 186) angegeben werden, sondern unvollständig diöcisch (Andromonöcie und Gynöcie). Unter den *Gnaphalieen* zeigten ein abweichendes Verhalten: *Antennaria dioica*, die nach Kunth (III), Hoffmann und Hildebrand (I) zweihäusig, nach Gremli zwittrig und weiblich sein soll. Die von mir untersuchten Exemplare (sie stammten aus der Umgebung Winterthurs, Canton Zürich) waren sowohl gynöcisch und andröcisch als auch gynomonöcisch und andromonöcisch. Ferner ist *Petalacte coronata* nach Hoffmann gynomonöcisch; ich fand diese Spezies jedoch gynöcisch und andröcisch.

Schema IX.

Leontopodium alpinum.

Die Entwickelung der weiblichen und männlichen Blüten geht bei *Leontopodium alpinum* ganz in derselben Weise wie bei *Antennaria* und den übrigen Röhrenblütlern vor sich. Von der Zwitterblüte a, Fig 14, führen 4 Uebergänge (b, c, d, e) zur weiblichen Dauerform f. Einen Uebergang zur männlichen Reihe stellt k dar, die rein männliche Blüte l besitzt einen ungeteilten Griffel und einen leeren Fruchtknoten. Wie bei *Antennaria dioica* fructificieren auch bei *Leontopodium* die Zwitterblüten und ihre Uebergänge zu weiblichen Blüten.

Leontopodium alpinum zeichnet sich vor den übrigen Gnaphalieen durch besondere Blütenformen — geschlechtslose Honigblüten — aus. Auch von ihnen existiert eine vollständige Entwicklungsreihe. Form g unterscheidet sich von der Zwitterblüte durch die rudimentäre Anthere, die noch Pollen produciert, dessen Funktionsfähigkeit aber fraglich ist. Auch der Griffel ist nur schwach geteilt und trägt nur wenige verkümmerte Papillen. Das Ovulum ist erhalten.

Ein Schritt weiter führt zu einer Blüte h, bei der auch die letzten Antheren geschwunden sind. Die Kronzipfelzahl beträgt 5, doch ist die Kronröhre etwas enger, als bei den vorhergehenden Formen. Die Drüse ist stark entwickelt und der Griffel endigt fast stumpf. Ganz ähnlich ist die folgende Blüte i; ihre Kronröhre ist aber nur 3teilig. Trotz der starken Verkümmerung der Sexualorgane erhält sich das Ovulum noch zähe. Eine Form mit verschmälerter rudimentärer Kronröhre, wie man sie am Ende der weiblichen Reihe findet, fehlt hier und zwar aus begreiflichem Grunde. Da es sich um Honigblüten handelt, wäre es für die Hummeln, die das Edelweiss besuchen kommen, sehr

ungünstig, wenn der Zugang zum Honig durch eine äusserst schmale Kronröhre, wie sie sich bei den weiblichen Dauerformen findet, erschwert würde. Auch bei diesen Blüten konnte ich eine

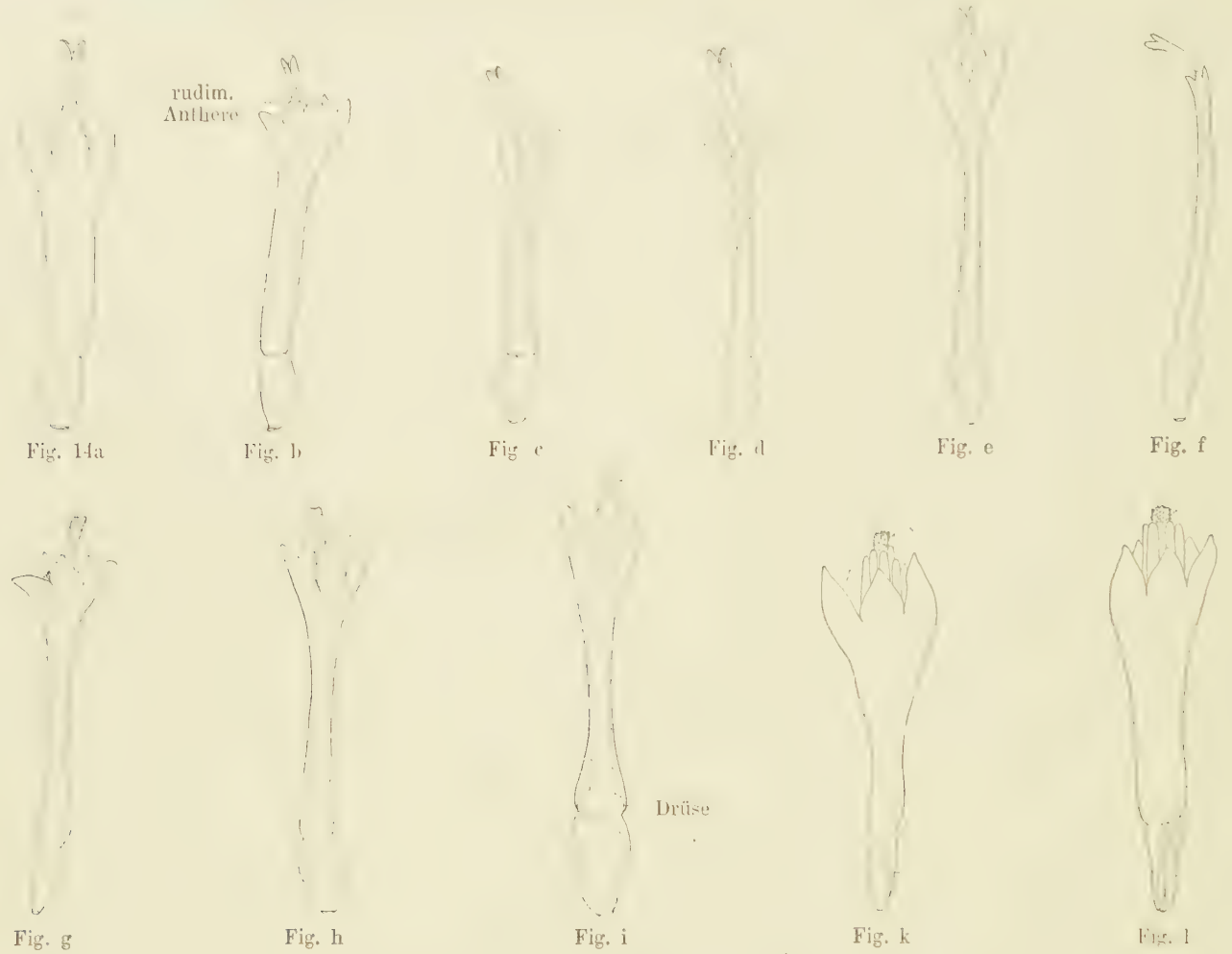


Fig. 14a Fig. b Fig. c Fig. d Fig. e Fig. f

Fig. g Fig. h Fig. i Fig. k Fig. l

Fig. 14. Leontopodium alpinum 10/1.
a = Zwitterblüte; b – e = Uebergänge zur ♀ Blüte; f = Dauerform der ♀ Blüte; g und h = Uebergänge zur Honigblüte; i = Dauerform der Honigblüte; k = Uebergang zur ♂ Blüte; l = ♂ Blüte.

Correlation im Rückgange der Organe nicht konstatieren. Ich könnte z. B. noch eine Parallelreihe neutraler Blüten aufstellen, die sich von der eben geschilderten nur durch die noch besser erhaltene Griffelform unterscheidet. Die Reduktion bezieht sich also in dem einen Falle auf die Kronröhre, während der Griffel noch Teilung und Papillen zeigt, in dem anderen Falle tritt starkes Rudimentärwerden des Griffels ein, während die Kronröhre noch unverändert ist.

Auch in der Reduktion der Antheren lässt sich eine Correlation mit derjenigen des Griffels und der Kronröhre nicht beobachten. Es kommen Antheren noch bei Blüten vor, deren Kronzipfelzahl zwischen 5 und 3 schwankt und deren Griffel bald mehr bald weniger rudimentär ist. Aus dem Fehlen der Correlation in der Reduktion der Organe folgt, dass man für die Entwicklung der neutralen Blüten mehrere Parallelreihen aufstellen kann. Dasselbe gilt auch für die weibliche Reihe. Die grosse Mannigfaltigkeit in den Blütenformen, die doch zuletzt auf dasselbe Ziel tendieren, erschweren eine übersichtliche Darstellung des Entwicklungsganges.

Dass beim Edelweiss auch Honigblüten vorkommen, ist schon von Schröter (II) konstatiert worden. Nach ihm sollen die Honigblüten den männlichen ähnlich sehen, aber keine vollständigen Sexualorgane besitzen.

Schema IX A. Entwicklung der Einzelblüten von *Leontopodium alpinum.*

9. ♀ *R* **Blüte.** (Dauerform).
Kronz. **3** Kronröhre s c h m a l.
Drüse rudim. od. fehlend.
Fegeh. rud. (Fig. 14f) 9

8. ♀ *R* **Blüte.**
Kronz. **3.** Kronröhre schmäler. Sonst wie unten. (Fig. 14e)

5. o*H* **Blüte.**
Kronz. **3.** Drüse stark entwickelt. Sonst wie unten. (Fig. 14i) 5

7. ♀ *R* **Blüte.**
Kronzipfel **4.** Kronröhre verschmälert. Sonst wie unten. (Fig. 14d)

4. o*H* **Blüte.**
Kronzipfel **4.** Anth. fehlen. Sonst wie unten. 4

6. ♀ *R* **Blüte.**
Kronz. **5.** Anth. meist fehlend. Drüse Ovulum. Fegehaare rudim. (Fig. 14c)

3. o*H* **Blüte.**
Kronzipfel **5.** Anth. 1—2 oder fehlend. Griffel wenig bis ungeteilt. Nur Fegehaare. (Fig. 14g u. h) 3

o*H* = neutrale Honigblüte.

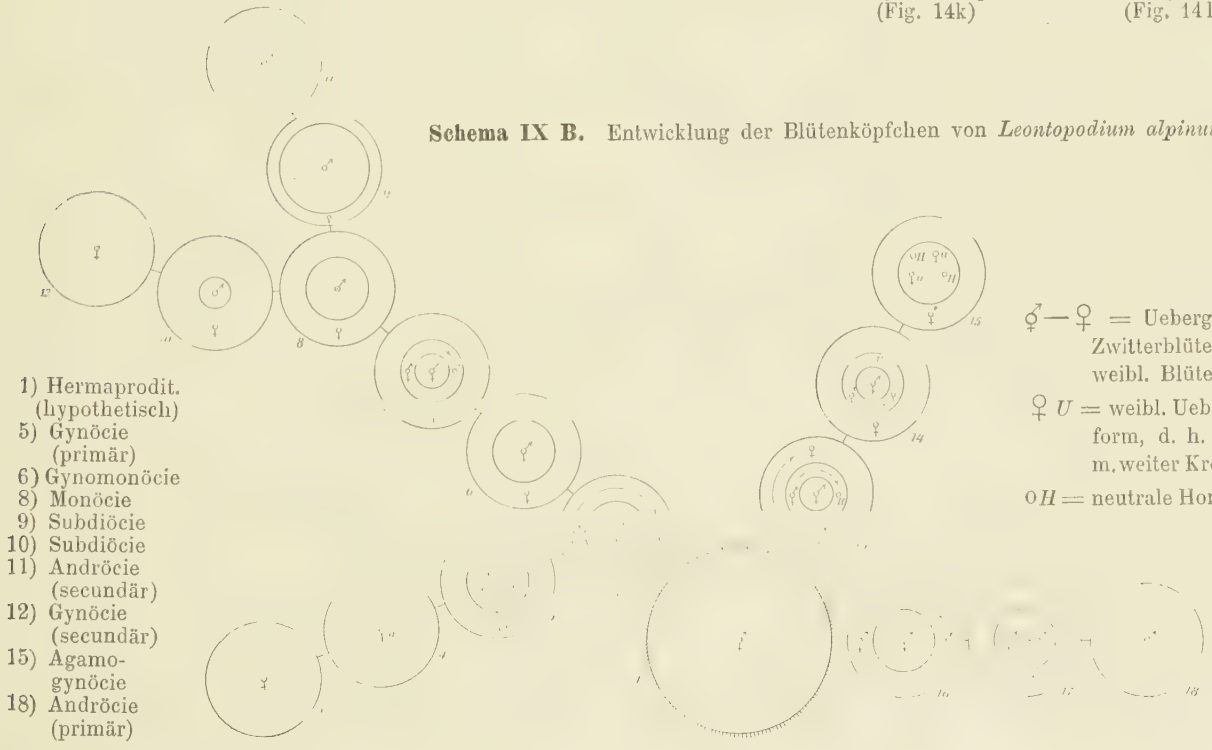
2. **Uebergang** zu ♀ oder o*H.*
Kronz. 5. Anth. weniger als 5. Sonst wie unten. (Fig. 14b) 2

1. **Zwitterblüte** (röhrenförmig).
Kronzipfel 5. Anth. 5. Ovulum. Drüse. Griffel tief geteilt mit Papillen und Fegehaaren. (Fig. 14a) 1

10. **Uebergang** zur ♀ **Blüte.**
Kronz. 5. Anth. 5. Ovul. rudim. oder fehlend. Griffel geteilt-ungeteilt. (Fig. 14k) 10

11. ♀ **Blüte.**
Kronz. 5. Anth. 5. Ovul. f e h l t. Griffel u n g e t. Nur Fegehaare. (Fig. 14l) 11

Schema IX B. Entwicklung der Blütenköpfchen von *Leontopodium alpinum.*



1) Hermaprodit. (hypothetisch)
5) Gynöcie (primär)
6) Gynomonöcie
8) Monöcie
9) Subdiöcie
10) Subdiöcie
11) Andröcie (secundär)
12) Gynöcie (secundär)
15) Agamo-gynöcie
18) Andröcie (primär)

♂—♀ = Uebergang der Zwitterblüte in eine weibl. Blüte.

♀ *U* = weibl. Uebergangsform, d. h. ♀ aber m. weiter Kronröhre.

o*H* = neutrale Honigblüte.

Die Entwicklung der Blütenköpfchen ist bei *Leontopodium* weit mannigfaltiger, als bei *Antennaria dioica*. Rein zwittrige Blütenköpfchen sind auch hier nur hypothetisch. Mit der Betrachtung von Stadium 2 (Seite 29) wenden wir uns der weiblichen Linie zu. Die Randblüten der Zwitterköpfchen beginnen hier durch den Rückgang der Antheren weiblich zu werden. Central finden sich noch wohl erhaltene Zwitterblüten. Stadium 3 repräsentiert Köpfchen, deren Randblüten schon weiblich sind, deren Kronröhre aber noch weit, meist 4—5spaltig ist. Die centralen Blüten enthalten noch Antherenrudimente. Rein weiblich ist Stadium 4, die Blüten sind aber noch weitröhrig. Erst das nächste Stadium zeigt lauter Dauerformen (5). Die Entwicklung der männlichen Reihe entspricht ganz derjenigen von *Antennaria*. (Stadium 16, 17 und 18).

Kehren wir zu Stadium 2 zurück, so sehen wir, dass von ihm noch eine zweite Entwicklungsreihe ihren Ursprung nimmt, nämlich die monöcische. Bei Stadium 6 sind die Randblüten rein weiblich geworden, während die centralen den zwittrigen Typus konserviert haben. Diese Randblüten sind nicht immer Dauerformen, ihre Kronen sind oft auch weitröhrig. Um das Schema nicht zu komplicieren, sind alle gynomonöcischen Formen in einen und denselben Kreis zusammengefasst. Stadium 7 zeigt, wie die Gynomonöcie in die reine Monöcie übergeht. Die Randblüten bleiben unverändert, während bei den sie begrenzenden Zwitterblüten die Ovula oder die Papillen rudimentär werden. Diese Köpfchen enthalten also dreierlei Blüten und sind trimonöcisch; dieses Stadium ist aber nicht von Dauer, sondern geht in die reine Monöcie (8) über. Die centralen Blüten sind hier rein männlich geworden. Aus der Monöcie kann eine Art der Geschlechtsverteilung hervorgehen, welche von den Systematikern als „Subdiöcie“ bezeichnet wird. Sowohl von Franchet als von mir sind unter dem asiatischen Edelweiss Exemplare gefunden worden, deren männliche Infloreszenzen hie und da weibliche Randblüten zeigen, und deren weibliche in analoger Weise central vereinzelte männliche Blüten konserviert hatten. Es handelt sich hier so zu sagen um eine Verdrängung der Geschlechter. In welcher Weise die Verdrängung stattfinden kann, könnten eingehende z. B. numerische Untersuchungen vielleicht klarlegen. Es müsste beobachtet werden, ob die Verdrängung einfach durch Ausfall des einen oder anderen Geschlechtes oder durch gegenseitigen Ersatz stattfindet. Der Ausdruck „Subdiöcie“ ist phylogenetisch nicht ganz zutreffend; denn der Zustand, wo ein Ueberwiegen des einen oder anderen Geschlechts stattfindet, ist ein Zustand der Monöcie, aus der er resultiert, und nicht der Diöcie. Es ist klar, dass bei absoluter Verdrängung der Geschlechter über das Stadium der Subdiöcie (9, 10) hinweg die reine Diöcie erreicht wird. Diese letztere Form der Diöcie nenne ich „secundär“, im Gegensatz zur primären, die, wie vorhin geschildert, auf direktem Wege erreicht wird. [Freilich muss auch hier die Gynomonöcie einerseits, die Andromonöcie anderseits passiert werden].

Es existiert noch eine weitere Entwicklungsreihe der Köpfchen, die Reihe mit den Honigblüten. In Stadium 13 verweiblichen die Randblüten, während die centralsten Blüten zwittrig bleiben. Es kommen hier aber noch Uebergänge der Zwitter- in Honigblüten vor (Fig. 14 g). Die Randblüten in Stadium 14 sind rein weiblich, weitröhrig. Central finden sich vielerlei Blüten: Reine Honigblüten, weibliche Blüten und Zwitterblüten mit ihren Uebergängen. Im Stadium 15 sind centrale Honigblüten und weitröhrige weibliche Blüten, am Rande weibliche Dauerformen enthalten, das Köpfchen ist agamogynöcisch. Die Parallelform der Agamandröcie fehlt.

In Bezug auf die Honigdrüsen gilt ganz allgemein, dass die centralen Blüten eines Köpfchens, seien sie zwittrig, weiblich oder männlich, stets die Drüse konservieren, während bei den weiblichen Randblüten von der schmalen Form die Drüsen rudimentär werden oder verschwinden. Bei den gynöcischen Köpfchen, auch bei denen mit lauter Dauerformen, sind die Honigdrüsen erhalten, wenn sie auch nicht die Dimension derjenigen der Zwitterblüten besitzen.

Bei *Leontopodium alpinum* Cass. zeigen sich innerhalb desselben Köpfchens also folgende Arten der Geschlechterverteilung:

1) Gynomonöcie 2) Andromonöcie 3) Monöcie 4) Subdiöcie 5) primäre Gynöcie
6) primäre Andröcie 7) secundäre Gynöcie 8) secundäre Andröcie 9) Agamogynöcie.

Bei sämtlichen Köpfchen ein und desselben Individuums fand ich immer die gleiche Geschlechterverteilung. Ausnahme bildete ein einziges Edelweissexemplar (Himalaya), dessen centralstes Köpfchen in der Mitte einige Zwitterblüten enthielt, während alle übrigen Blüten desselben und der benachbarten Köpfchen rein weiblich waren. Nach Franchet sollen in seltenen Fällen bei sonst eingeschlechtlichen Infloreszenzen von Exemplaren aus dem Himalaya, einzelne Köpfchen schwach heterogam sein. Es handelt sich hier also um secundär diöcische Individuen.

Beziehungen zwischen geographischer Verbreitung und Geschlechterverteilung bei Leontopodium alpinum.

Es erscheint als auffallende Thatsache, dass die Geschlechterverteilung bei *Leontopodium alpinum* eine localisierte ist, d. h. einem bestimmten Verbreitungsbezirke gehören auch Exemplare mit einer bestimmten Geschlechterverteilung an. Ferner zeigten sich Unterschiede in den Modi der Geschlechterverteilung bei den alpinen und den kultivierten Formen Europas.

Edelweissexemplare aus 67 verschiedenen Gegenden der Alpen und des Jura zeigten ausnahmslos monöcische Geschlechtsverhältnisse. Die meisten Exemplare waren von der „streng" monöcischen Form, bei einigen jedoch fand ich auch Uebergänge zu männlichen Blüten, aber keine zu weiblichen. Der grösste Teil des untersuchten Materials stammte aus den Schweizeralpen, es gelangten aber auch Exemplare aus dem Jura, den Tyroleralpen, den Karpathen, ferner aus den Abruzzen etc. zur Untersuchung. Im Gegensatz hierzu lieferte das Versuchsfeld der Samenkontrollstation in Zürich,*) also die Ebene, 460 m. ü. M., ausser einigen monöcischen Exemplaren, alle die übrigen auf dem Schema angegebenen Formen der Geschlechterverteilung. Auch aus dem Garten von Herrn Fröbel (Zürich) stammten Exemplare von *Leontopodium alpinum* und von einer Varietät: *Leontop. alp. Var. Himalayense,* die rein weiblich waren. Als sich auch sibirisches Edelweiss, sowohl auf nassen, als auf trockenen Steppwiesen gewachsen, als rein diöcisch erwies, glaubte ich anfangs, dass die alpinen Formen und die der Ebene eine streng gesonderte Geschlechterverteilung besässen. Später fand ich aber Edelweissexemplare vom Himalaya und andere, welche in Turkestan in einer Höhe von 2727 m. ü. M. gewachsen waren und sich ebenfalls als diöcisch erwiesen. Im ganzen zeigten Stöcke aus 32 verschiedenen Orten, entweder aus der Ebene Europas oder aus der Ebene und dem Gebirge Asiens stammend, gyno- und andromonöcische, gynöcische, andröcische und in einigen Fällen auch monöcische Formen. In Asien sind nicht nur die Varietäten von *Leontop. alp.,* wie *Var. sibirica* oder *Var. Himalayana,* sondern auch das gewöhnliche Edelweiss der Alpen *Leontop. alp.* diöcisch. Umgekehrt sind auch Varietäten von *Leontop. alp.* z. B. *Leontop. niveum* in den Abruzzen rein monöcisch. Um noch einmal zu rekapitulieren: Sämtliche alpinen Exemplare Europas sind rein monöcisch. Alle in der Ebene Europas und in der Ebene und dem Gebirge Asiens wachsenden Exemplare dagegen zeigen übereinstimmend alle übrigen vorkommenden Modi der Geschlechterverteilung. Wie erklärt sich dieser Zusammenhang? Jeder Versuch beim jetzigen Stand unserer Kenntnisse diese Frage zu lösen, wäre vergeblich. Es müsste zuerst klargelegt werden, welche Faktoren überhaupt das Geschlecht der Pflanzen beeinflussen und wenn diese äusserst schwierige Frage einmal gelöst ist, dann könnte man an den Versuch gehen, die Verhältnisse der Ebene mit denen der alpinen Region Europas und Asiens zu vergleichen. In welcher Weise man Untersuchungen über diese Frage anstellen könnte, davon wird im allgemeinen Teil der Arbeit noch die Rede sein.

Franchet ist der einzige Botaniker gewesen, der das wechselnde Geschlechtsverhältnis von *Leontopodium* beobachtet hat. Die Uebereinstimmung unserer Resultate ist um so befriedigender, als meine Untersuchungen schon abgeschlossen waren, als mir Franchets Arbeit: „Observations sur le groupe des Leontopodium" bekannt wurde. Nach Franchet sind die Individuen europäischen Ursprungs konstant heterogam, die asiatischen dagegen bald heterogam, bald diöcisch. Er beobachtete

*) Ich spreche hier dem Leiter derselben, Herrn Dr. Stebler, meinen besten Dank aus für die Erlaubnis, das Versuchsfeld benützen zu dürfen.

bei *Leontopodium:* Monöcie, Diöcie und Uebergänge zwischen beiden, also Subdiöcie, die übrigen Formen der Geschlechterverteilung sind ihm entgangen. Wenn Franchet (pag. 127) sagt: „Iusqu'ici on n'a pas cité d'exception à l'hétérogamie de la plante européenne", so ist ihm offenbar die Uebereinstimmung der Geschlechtsverhältnisse bei den in der Ebene Europas und den in der Ebene und im Gebirge Asiens gewachsenen Individuen unbekannt.

Sehr richtig ist Franchets Bemerkung, dass die Geschlechtsverhältnisse keinen systematischen Wert für *Leontopodium* besitzen können, da sie wechselnd sind. Nach ihm sollte auch *Anaphalis* und *Antennaria* nicht von *Gnaphalium* getrennt werden. Vor allem scheint mir von Interesse, die verschiedenen von den Systematikern angegebenen Species von *Leontopodium* darauf hin zu prüfen, ob sie wirklich den Namen „Species" verdienen, denn es erscheint mir wahrscheinlich, dass es nur Standortsmodificationen sind. Bei *Leontop. alp.* ist es auffällig, wie je nach dem Standort, die Höhe der Pflanze, die Beschaffenheit der Hüllblätter, der ganze Habitus wechselt. Auch Franchet findet, dass die rosettenartigen Blätter für *Leontopodium* nicht characteristisch sind; nach ihm ist daher *Leontop. sibiricum* Cass. keine besondere Species: „Ce n'est qu'un *Leontopodium alpinum* à inflorescence appauvrie et dépourrie". Franchets Ansicht, dass Asien als die Heimat des Edelweiss anzusehen sei, weil es dort in mehreren Geschlechtszuständen, in Europa dagegen nur in einem vorkomme, ist nicht recht einleuchtend. Es wäre ja möglich, dass in Asien die neuen Bedingungen der Umgebung auf die Geschlechtsverhältnisse der Individuen modificierend eingewirkt hätten. Der Umstand, dass in der That auch in Europa *Leontop. alp.* seinen alpinen monöcischen Charakter verliert, wenn es einen anderen ebenen Standort erhält, lässt Franchet's Behauptung noch hypothetischer erscheinen. Es ist jedoch aus anderen pflanzengeographischen Gründen sehr wahrscheinlich, dass Asien die Heimat des Edelweiss ist.

Hoffmann (I, pag. 186) giebt von *Leontopodium* an, dass die Köpfchen durch Ueberwiegen des einen oder anderen Geschlechtes zweigestaltig und zum Teil eingeschlechtlich sind. Diese Charakterisierung sagt nicht viel, weil man sie verschieden deuten könnte. Es scheint, dass eine Neigung zu secundärer Diöcie gemeint ist. Ganz eigentümlicher Art, abweichend von allen bis jetzt bekannten Beobachtungen über *Leontopodium* sind die Angaben Kerners (Bd. II, pag. 271). Er sagt: „Von dem Edelweiss findet man nämlich dreierlei Formen. An der einen enthält das mittlere Köpfchen des ganzen Blütenstandes nur scheinzwittrige Pollenblüten, während die um dasselbe herumstehenden Köpfchen aus reinen Fruchtblüten zusammengesetzt sind; an der zweiten Form ist das mittelständige Köpfchen gleichfalls ganz und gar aus scheinzwittrigen Pollenblüten gebildet, aber in den Köpfchen des Umkreises sind die scheinzwittrigen Pollenblüten von reinen Fruchtblüten umgeben, und an der dritten Form enthalten sämtliche Köpfchen scheinzwittrige Pollenblüten, welche von reinen Fruchtblüten eingefasst sind." Kerners dritte Form der Geschlechterverteilung entspricht derjenigen unseres gewöhnlichen Alpenedelweiss. Den beiden ersten Formen dagegen bin ich nie begegnet, obgleich ich hunderte von Exemplaren aus 98 verschiedenen Gegenden untersucht habe. Wie schon angeführt (pag. 88) fand ich stets bei allen Köpfchen desselben Individuums, die gleiche Geschlechterverteilung.

Schema X.

Anaphalis.

Die Gattung *Anaphalis* weicht in Bezug auf die Entwicklung der Einzelblüten wenig von den übrigen *Gnaphalieen* ab. Die Urform a in Figur 15 ist wohl erhalten. Von ihr leiten sich

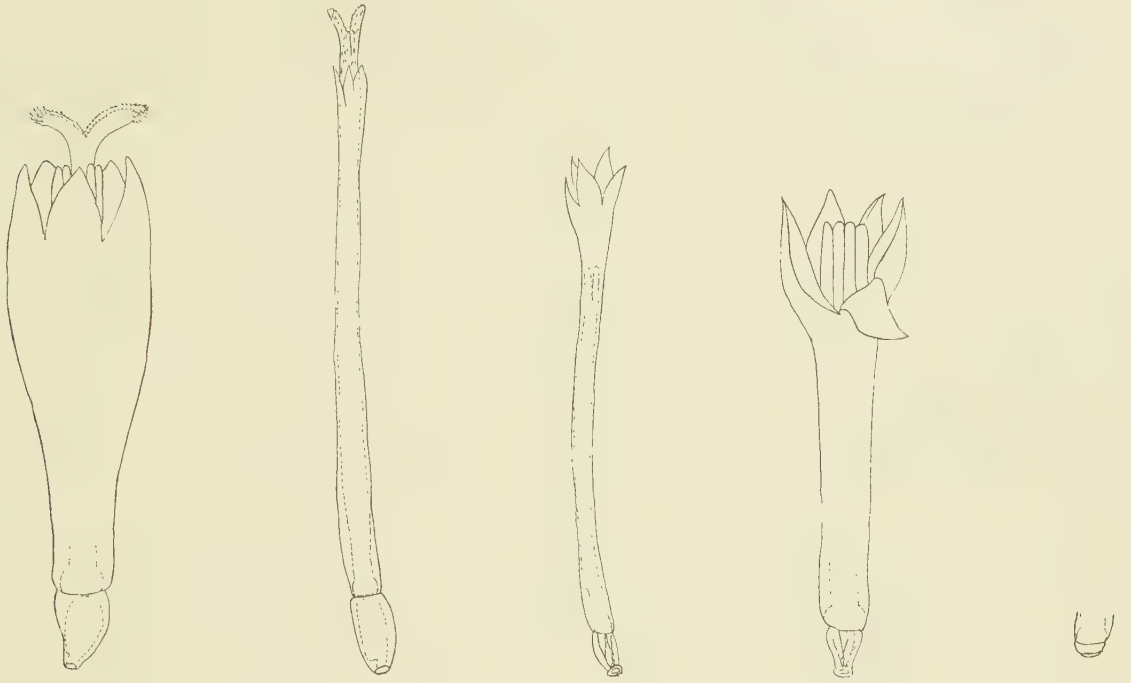


Fig. 15a Fig. b Fig. c Fig. d Fig. e

Fig. 15. Anaphalis margaritacea 15/1.

wiederum 2 Entwicklungsreihen, eine weibliche und eine männliche, ab. Die Uebergänge zur weiblichen Blüte fehlen, auf die Zwitterblüte folgt direkt die weibliche Dauerform b. Nach Analogie mit den übrigen *Gnaphalieen* lässt sich wohl annehmen, dass auch die Uebergänge von *Anaphalis* denen von *Antennaria* oder *Leontopodium* gleich gewesen sind. Von der Dauerform gelangt man zu einer Blüte, die in der Entwicklung keinen Schritt vorwärts bedeutet, sondern Verkümmerung und Untergang zur Folge hat. Es handelt sich hier nicht um einzelne Missbildungen unter sonst normalen weiblichen Blüten, sondern diese verkümmerten Formen sind bei den aus der Schweiz stammenden Individuen ständig, wenn auch in geringer Zahl, um sonst männliche Köpfchen zu finden. Form c zeigt, dass sogar der Fruchtknoten zusammengeschrumpft ist und kein Ovulum enthält. Da auch die Drüse verkümmert ist, kann es sich auch nicht um Honigblüten handeln. Die Zipfel der Kronröhre sind oft deformiert.

Wenden wir uns zur männlichen Reihe. Die Uebergänge der Zwitterblüten zu männlichen Blüten sind gleich denen von *Leontopodium* etc. Die rein männliche Blüte jedoch zeigt eine weitgehende Differenzierung; denn der Fruchtknoten, der beim Edelweiss, wenn auch inhaltlos, so doch noch vorhanden ist, verschwindet bei *Anaphalis* gänzlich; er wird zu einem kurzen Stil (e). Der Griffel ist völlig ungeteilt, die Drüse ist gut entwickelt (d).

Eigentümlicher Art ist bei *Anaphalis margaritacea* der Modus der Geschlechterverteilung; er steht im Zusammenhang mit der geographischen Verbreitung dieser Species. Die Entwicklungsreihen sind unvollständig und es ist wahrscheinlich, dass nach Untersuchung eines grösseren Materials, sich noch ergänzende oder neue Formen finden werden.

Ein Individuum von *Anaphalis margaritacea* aus dem Ost-Himalaya stammend und dem Herbarium in Kew entnommen, fand ich rein zwittrig (Stad. 1), einen grossen Teil der in der Schweiz und an anderen Orten verwildert vorkommenden Exemplare dagegen rein gynomonöcisch (Stad. 3). Die Randblüten sind von der schmalen Dauerform, die centralen Blüten von der Urform. Zwischen den zwittrigen und gynomonöcischen Köpfchen fand ich keine Uebergänge. Häufig finden sich Individuen, deren Köpfchen central einige zwittrige, dann Uebergänge der zwittrigen Blüten in männliche und peripherisch verkümmerte weibliche Blüten enthalten (4). Oft finden sich diese Kümmerlinge auch um sonst rein männliche Blüten. Ihre Zahl ist sehr gering, in einem Falle ergaben sich 70 männliche Blüten zu 3 verkümmerten weiblichen Blüten. Dieses Stadium geht über die eigentliche Subdiöcie schon hinaus; denn, wenn auch diese letzten Kümmerlinge wegfallen, sind die Individuen rein männlich und zwar sind sie sekundär entstanden. Zwischen den gynomonöcischen Formen und den eben erwähnten konnten Uebergänge nicht konstatiert werden, es ist aber klar, dass sie existieren oder existiert haben; denn die verkümmerten weiblichen Blüten lassen doch zweifellos voraussetzen, dass sie einmal normale weibliche Dauerformem gewesen. Schon nach Analogie mit *Leontopodium alpinum,* das die monöcische Verbindung mit den secundär diöcischen und gynomonöcischen Individuen noch konserviert hat, sind wir berechtigt, die Existenz der gleichen Verbindung auch bei einer verwandten *Gnaphaliee* a priori anzunehmen. Uebrigens giebt Hoffmann (I, pag. 186) an, dass *Anaphalis* die gleiche Geschlechterverteilung wie *Leontopodium* besitzt, d. h. durch Ueberwiegen des einen oder anderen Geschlechtes sind die Köpfchen zweigestaltig und zum Teil eingeschlechtlich. Nun ist zwar schon bei *Leontopodium* bemerkt worden, dass diese Charakterisierung ungenau und zweideutig ist, immerhin lässt sich daraus entnehmen, dass monöcische und subdiöcische Individuen beobachtet wurden.

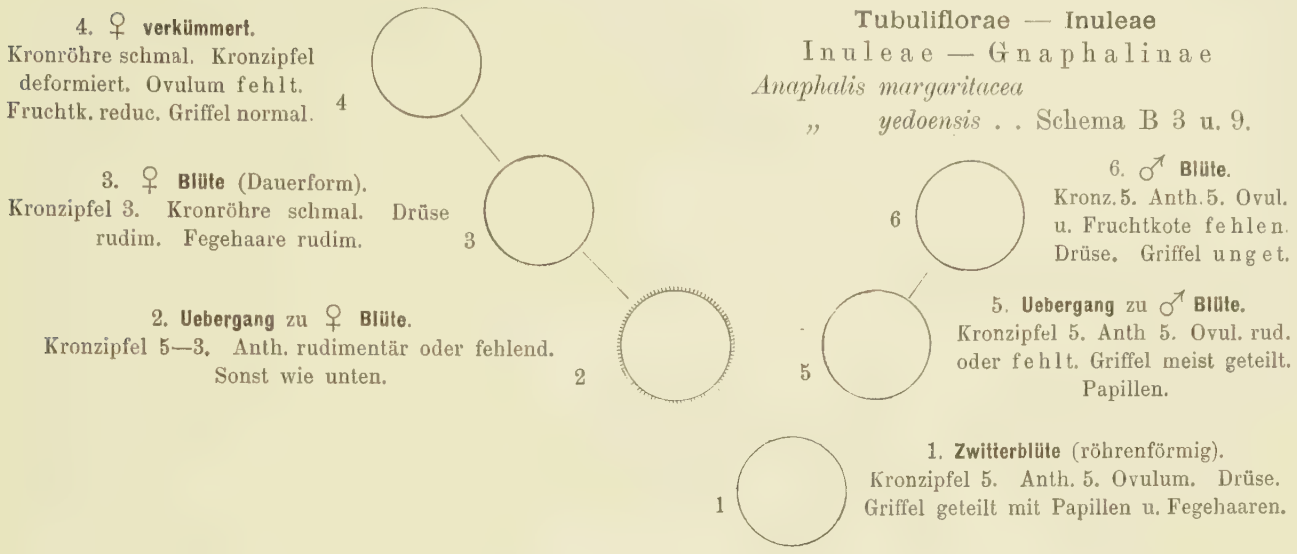
Ausser der secundären Andröcie konnte ich bei *Anaphalis* auch die primäre Andröcie und somit auch die Andromonöcie konstatieren. Einige aussereuropäische Exemplare von *Anaph. margaritacea* besassen nämlich Köpfchen, die direkte Uebergänge zwittriger in männliche darstellten. Die Zwitterblüten waren central wohl erhalten, während bei den Randblüten eine Reduktion des weiblichen Geschlechtes stattfand (Stad. 7). Da sich ausserdem noch rein männliche Individuen fanden, bei denen ebenfalls keine weiblichen Randblüten vorhanden waren (Stad. 9), so haben sich jene eben direkt aus rein zwittrigen Köpfchen entwickelt. Es liesse sich vielleicht der Einwand machen, dass die weiblichen Randblüten bei den betreffenden Köpfchen bereits ausgefallen sein könnten. Allein das wäre kaum anzunehmen; denn wenn aus der monöcischen Reihe auch ersichtlich, dass die weiblichen Blüten sich zeitlich vor den männlichen entwickelt, so sind sie doch, wenn auch in rudimentärer Form, noch zähe bei sonst rein männlichen Köpfchen konserviert; es ist also unwahrscheinlich, dass sie schon bei den Uebergängen verschwunden sein sollten. Sobald allerdings die Kümmerlinge bei den sonst rein männlichen Stöcken nicht mehr entwickelt werden, könnte man diese von den primär entstandenen nicht unterscheiden. Es erscheint auffallend, dass rein weibliche Individuen nicht vorhanden sind; vermutlich sind sie auch nur zufällig im vorliegenden Herbarmaterial nicht vertreten gewesen. Die Gynomonöcie scheint allerdings für diese Gattung eine sehr zweckmässige Geschlechterverteilung zu sein; denn zu ihr gehörten weitaus die meisten zur Untersuchung gekommenen Exemplare. Die Monöcie dagegen scheint nur eine ungünstige Durchgangsphase gewesen zu sein, da die weiblichen Randblüten schon im Rückgang befindlich sind in Köpfchen, die noch nicht einmal vollständig das männliche Stadium erreicht haben. Umgekehrt verhielt es sich bei *Leontopodium,* wo die Gynomonöcie am seltensten vorkam und meist zur reinen Monöcie oder Gynöcie hinneigte. Die Monöcie dagegen erwies sich, wenigstens für die Individuen der europäischen Alpen, als äusserst günstig.

Von der Species *Anaphalis yedoensis* fand ich nur gynomonöcische und rein männliche Individuen.

Die Systematiker sind nicht einig, welche Stellung sie Anaphalis unter den *Inuleae-Gnaphalinae* zu geben haben. Die Einen rechnen *Anaphalis* zur Gattung *Gnaphalium,* die Andern, z. B.

Knuth (I, pag. 609) und Gremli, zu *Antennaria*. Hoffmann (I, pag. 602), Bentham und Hooker machen aus *Anaphalis* eine selbständige Gattung, bei der durch Ueberwiegen des einen oder anderen Geschlechtes Diöcie erreicht wird. Hermaphroditismus, Gynomonöcie, Andromonöcie und primäre Andröcie scheinen also bei *Anaphalis* bisher nicht bekannt gewesen zu sein.

Schema X A. Entwicklung der Einzelblüten.



Schema X B. Entwicklung der Blütenköpfchen.

3) Gynomonöcie.
5) Subdiöcie.
6) Andröcie (secundär).
9) Andröcie (primär).

♀ *v* = verkümmerte weibliche Blüte.

Schema XI.

Zwittrige Röhrenblüten, zwittrige und weibliche Lippenblüten und weibliche Zungenblüten (Gynomonöcie).

Die Gattung *Gerbera,* durch einen grossen Formenreichtum ausgezeichnet, zeigt zwei neue Wege der Umwandlung der Urform in eine Zungenblüte, die sich von den 3 resp. 4 bisher besprochenen dadurch unterscheiden, dass sie nur durch das Lippenstadium hindurch zum Ziel gelangen.

Die Verschiedenheiten im Modus der Entwicklung innerhalb der Gattung *Gerbera* selbst lassen sich am besten auf dem Generalschema (Tafel I) beobachten, wo sie durch die Reihen F. a und F. b schematisch dargestellt sind. Nach F. a verläuft die Entwicklung von *Gerbera Wrightii,* nach F. b die von *Gerbera viridifolia* und verschiedenen anderen Spezies. Die Umwandlung der zwittrigen Röhrenblüte in eine Lippenblüte erfolgt bei beiden Arten in gleicher Weise. 3 Zipfel der Kronröhre verwachsen teilweise mit einander, die beiden hinteren bleiben frei (Fig. F.). Derselbe Vorgang ist schon im Schema II besprochen worden. Die Röhrenblüte nimmt die centralste Stellung im Köpfchen ein, die Lippenblüte steht mehr aussen. Das vollständige Lippenstadium wird dadurch erreicht, dass 3 Kronzipfel nahezu ganz verwachsen und eine Unterlippe bilden. Die Oberlippe besteht aus den 2 freien hinteren Kronzipfeln. Von hier an scheiden sich die Entwicklungswege von *Gerb. Wrightii* und *Gerb. viridifolia.* Erstere verwandelt die hermaphrodite Lippenblüte direkt in eine weibliche Zungenblüte; es findet also eine gleichzeitige Modifikation der Antheren und der Corolle statt (Fig. 16). Die Bildung der Zunge kommt durch eine Streckung der Unterlippe zu Stande; die Oberlippe wird rudimentär. Die Zunge ist so stark entwickelt und kontrastiert so sehr mit den nach innen folgenden Lippenblüten, dass man das Verschwinden von Blüten mit mittleren Zungengrössen zwischen ihnen annehmen muss. Rein weibliche Zungenblüten waren bei den zur Untersuchung vorliegenden Exemplaren nicht vorhanden; es ist aber wahrscheinlich, dass bei einigen Individuen auch die letzten Antherenrudimente geschwunden und die Blüten vollkommen weiblich geworden sind. Wenden wir uns nun dem zweiten Entwicklungsmodus, dem von *Gerbera viridifolia* zu (Fig. 17). Die zwittrige Lippenblüte transformiert sich in diesem Fall nicht direkt in eine Zungenblüte, sondern erst, wenn das weibliche Stadium vollständig erlangt ist. Weibliche Lippenblüten fehlten bei *Gerb. Wrightii* gänzlich. Bei *Gerb. viridifolia* dagegen wird die zwittrige Lippenblüte in zahlreichen Uebergängen in die weibliche Lippenblüte umgewandelt. Blüte d stellt eine solche Uebergangsform dar, die folgende Blüte e ist rein weiblich. Bei f ist die Oberlippe rudimentär geworden, die Blüte ist weder lippen- noch zungenförmig. Ausgesprochene Zungenblüte ist g, die Oberlippe ist nur noch in Form von 2 kleinen Zipfeln sichtbar. Auf dem äussersten Blütenkreise stehen stark entwickelte Zungenblüten (h). Die Grössendifferenz zwischen den Zungen der beiden äussersten Blütenkreise ist sehr bedeutend. Während die Zungen der Randblüten durch ihre starke Ausbildung in hohem Grade als Schauapparat dienen, gehen diejenigen des nach innen folgenden Kreises immer mehr in der Entwicklung zurück und scheinen dem völligen Schwinden entgegenzugehen; denn bei einigen Species, z. B. *Leria nutans* (Fig. 18) sind die Zungen dieser Blüten (a) und natürlich auch die Oberlippen nur als Rudimente vorhanden. Es ist kaum wahrscheinlich, dass diese Blüten einst stark ausgeprägte Zungenblüten waren; denn vergleicht man die Zunge der Blüte g (Fig. 17) mit den entsprechenden Unterlippen der vorhergehenden Lippenblüten f, e, d, so sieht man, dass sie diesen in der Länge und Entwicklung eher nachsteht, als sie übertrifft. Es haben sich also die weiblichen Lippenblüten direkt in Blüten

Fig. 16
Gerbera Wrightii 15/1.

Fig. 17a

Fig. b

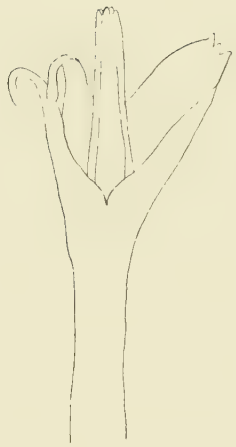


Fig. c

Fig. d

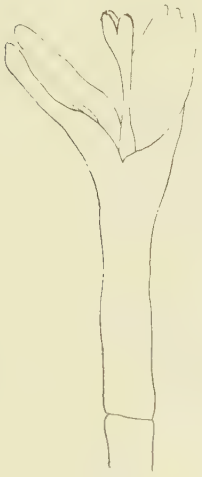


Fig. e

Fig. f

Fig. g

Fig. h

Fig. 17. Gerbera viridifolia 10/1.

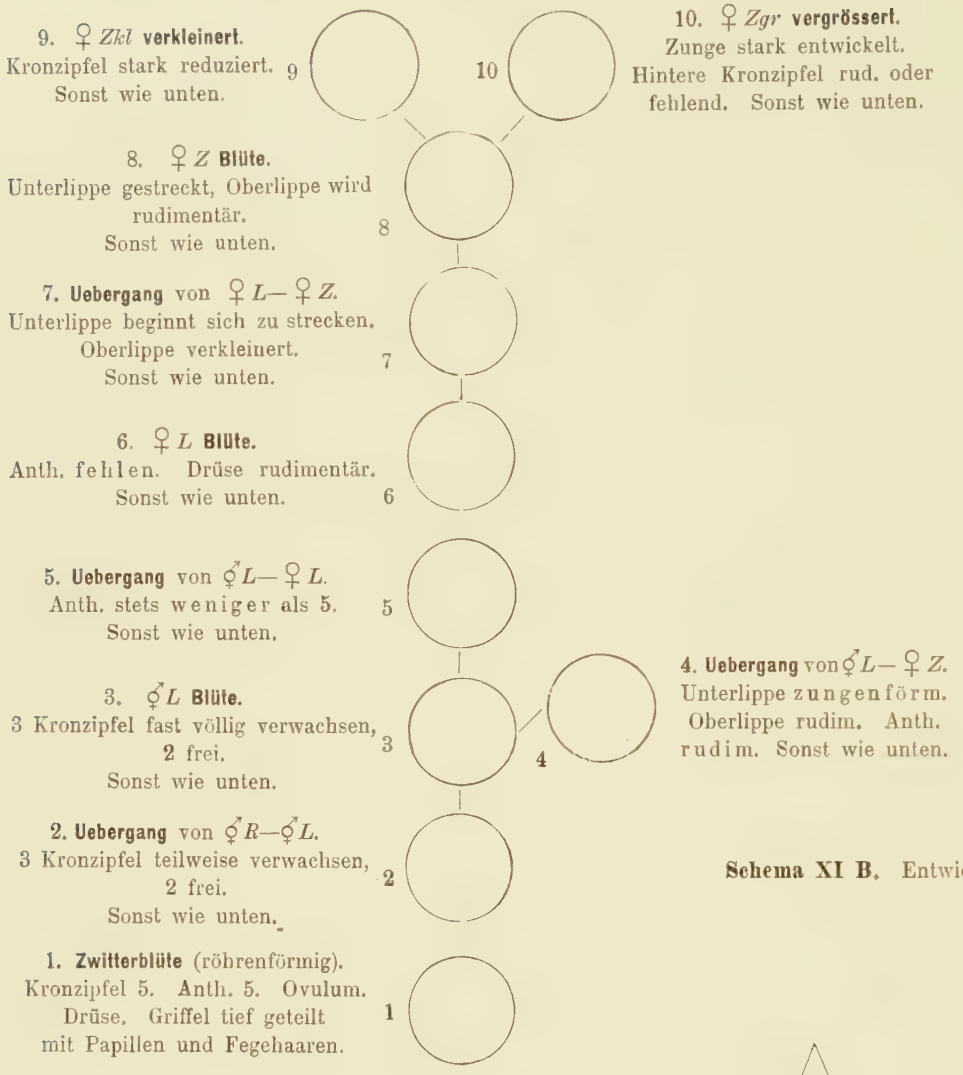
mit reduzierter Krone entwickelt. Da die 2 freien hinteren Kronzipfel in allen Fällen, wo es sich um Reduktion der Krone handelt, zuerst zurückgebildet werden, muss bei den Lippenblüten, die in Blüten mit rudimentären Kronen sich umwandeln, das Zungenstadium zu Stande kommen. Zwischen den Blüten der beiden äusseren Kreise findet also weitgehende Differenzierung und Arbeitsteilung statt. Die zu äusserst stehenden Blüten dienen sowohl der Fructifikation, als auch als Schauapparat, die mehr nach innen gelegenen Blüten dienen nur dem ersten Zwecke.

Vollständige Entwicklungsreihen zeigte ausser *Gerb. viridifolia* nur noch *Anandria Bellidiastrum;* bei den übrigen zum Schema angeführten Species waren die Reihen unvollständig. Ob die fehlenden Formen nicht mehr existieren, oder ob sie im Herbarmaterial zufällig nicht vorhanden waren, lässt sich nicht sagen. Meist war das Material so spärlich vorhanden, dass man demselben Köpfchen nur wenige Blüten entnehmen konnte; ob daher die gefundenen Blütenformen nur auf ver-

Fig. 18a Fig. b

Fig. 18. Leria nutans 10/1.

Schema XI A. Entwicklung der Einzelblüten.



Tubuliflorae — Mutisieae.

Mutisieae — Mutisinae.

Gerbera viridifolia Schema A vollständig.

„	*piloselloides*	„	3, 5, 9, 10.
„	*Wrightii*	„	1, 2, 3, 4.
„	*asplenifolia*	„	3, 5, 6, 7, 8.
„	*Burmanni*	„	3, 10.
„	*ferruginea*	„	3, 10.
„	*natalensis*	„	3, 10.
Anandria tomentosa		„	3, 10.
„	*Bellidiastrum*	„	1, 2, 3, 5, 6, 7, 8.
Leria nutans		„	1, 2, 3, 9, 10.

Schema XI B. Entwicklung der Blütenköpfchen.

Gerbera Wrightii.

Gerbera viridifolia (u. andere).

♂ *R* = zwittrige Röhrenblüte
♂ *L* = „ Lippenblüte
♀ *L* = weibliche Lippenblüte
♀ *Z* = „ Zungenblüte
♀ *Zkl* = „ „ verkleinert
♀ *Zgr* = „ „ vergrössert.

schiedenen Stöcken oder auch alle auf ein und demselben Individuum zu finden sind, das könnte nur durch eine vollständige Untersuchung eines Köpfchens entschieden werden.

Auf dem Schema für die Entwicklung der Blütenköpfchen sind, der bequemen Darstellung wegen, die verschiedenen Blütenformen von der im Mittelpunkt des Köpfchens stehenden Urform bis zu der peripherischen weiblichen Zungenblüte in ihrer phylogenetischen Reihenfolge als zu demselben Köpfchen gehörig dargestellt; in Wirklichkeit sind sie, wie erwähnt, nicht immer dem gleichen Köpfchen, sondern auch mehreren Individuen derselben Species entnommen. Es ist jeweils angegeben, welche Formen bei jeder Species gefunden wurden.

Zwei Gruppen der *Tubuliflorae-Mutisieae* sind im Schema VI behandelt worden. Zu der dritten Gruppe der *Mutisieae-Mutisinae* gehört die Gattung *Gerbera,* von deren 32 Arten ich 10 untersuchte. Das Vorkommen verschiedener weiblicher Blüten bei *Gerbera* wird auch von Hoffmann (I, pag. 345) erwähnt, sie sollen bald den centralstehenden, bald den peripherischen Blüten ähnlich sehen, doch ist über den Zusammenhang dieser Formen nichts gesagt.

Schema XII.

Petasites.

Die viererlei Modi der Geschlechterverteilung von *Petasites,* die bis jetzt bekannt gewesen, sind sehr verschieden aufgefasst worden. Eine genauere Untersuchung der Gattung *Petasites* hat noch 3 weitere Formen der Geschlechterverteilung ergeben, und im Folgenden will ich zu zeigen versuchen, dass dadurch die Entwicklung dieser Gattung an Verständlichkeit gewinnt. Zur Vergleichung der verschiedenen Auffassungen habe ich 3 verschiedene Schemata für *Petasites albus* aufgestellt. Das erste (XII A.) gilt der Entwicklung der Einzelblüten, das zweite (XII B.) stellt die Entwicklung der Blütenköpfchen nach H. Müller's und Hildebrand's Auffassung dar, das dritte entspricht meinen eigenen Beobachtungen. Beginnen wir mit Schema A.

Von 8 Kreisen ist nur einer hypothetisch und zwar, wie gewöhnlich, der mit den Uebergängen zu weiblichen Blüten. Es giebt allerdings noch Blüten (Fig. 19 a und b), die weitröhriger

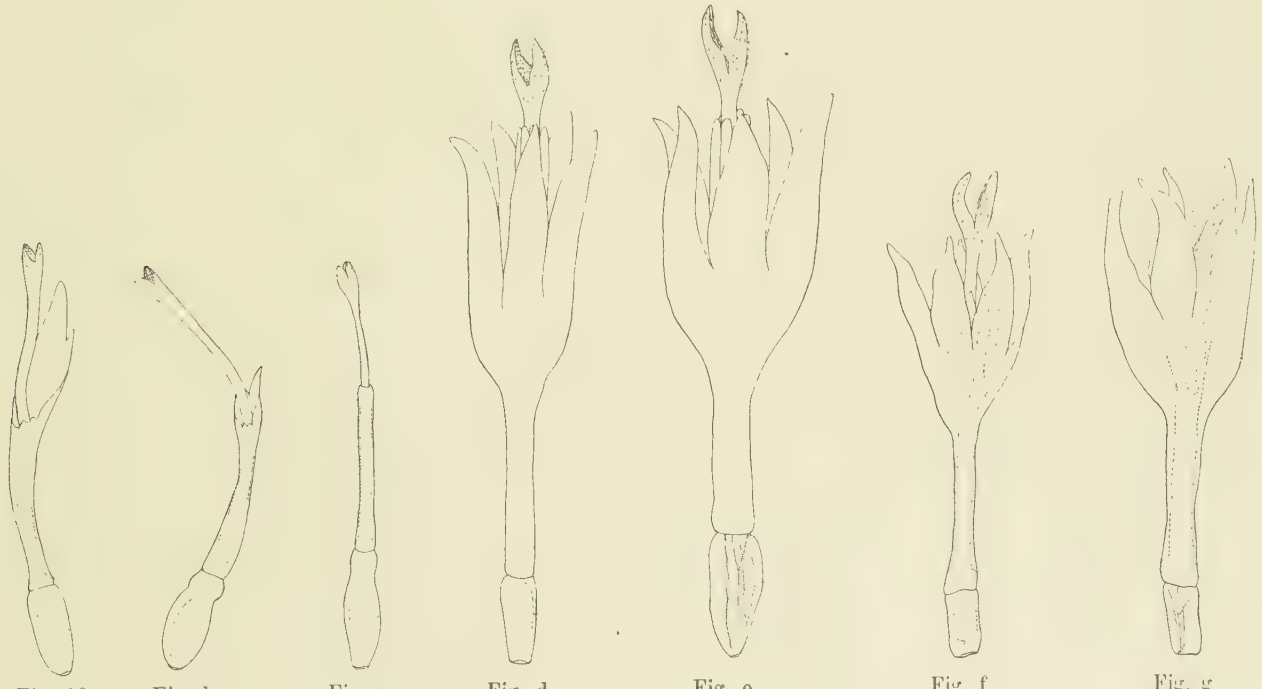


Fig. 19a Fig. b Fig. c Fig. d Fig. e Fig. f Fig. g

Fig. 19. Petasites albus 20/1.

als die weiblichen Dauerformen (c) sind und die noch starke Rudimente der verschwindenden Kronzipfel aufweisen; aber diese Formen sind schon rein weiblich; höchstens deuten die wenigen Fegehaare an den Griffelästen auf das frühere Zwitterstadium hin. Ausser der bekannten weiblichen Dauerform (c und Stadium 3), sollen noch verkümmerte weibliche Randblüten hie und da bei männlichen Köpfchen auftreten (Stad. 4). Leider habe ich sie selbst nicht beobachtet. Nach Müller (X, pag. 455) sollen ihre Narbenäste mehr oder weniger verkümmert, meist schwärzlich und gänzlich verschrumpft sein. Der Fruchtknoten ist entweder leer oder mit einer unvollkommen ausgebildeten Samenknospe versehen.

Wenden wir uns zur männlichen Reihe, so treffen wir zuerst auf Uebergangsformen. Bei diesen sind die Ovula und Papillen rudimentär geworden oder fehlen ganz. Bei den rein männlichen Blüten ist der Fruchtknoten oft zu einem Stiel modificiert (Fig. 19 e). Eine dritte Entwicklungsreihe führt von der Zwitterblüte zur Honigblüte. Die Uebergänge zeigen rudimentäre Pistille oder Antheren, die Drüse ist aber stark entwickelt (f). Bei den folgenden Blüten fehlt ein Ovulum gänzlich, die Antheren sind kurz und unzusammenhängend. Die Kronröhre ist breit, so dass der Honig den Insekten gleichsam in einem Becher dargeboten wird (g).

Auf dem Schema B. für die Entwicklung der Blütenköpfchen nach Müller's und Hildebrand's Auffassung, sehen wir zunächst 2 hypothetische Stadien (1 und 2). Das dritte, reelle Stadium, zeigt central rein männliche Blüten, peripherisch weibliche Blüten, die nach einigen Autoren fruchtbar sein sollen. Von diesen Köpfchen spalten sich zwei Reihen ab, die zur extremen Diöcie führen. In der linken Reihe ist dargestellt, wie die weiblichen Blüten die männlichen immer mehr verdrängen. Central bleiben nur wenige (2—3) nach Hildebrand (I): verkümmerte männliche Blüten, nach Müller (X, pag. 458): in Honigblüten verwandelte männliche Blüten. In der männlichen Reihe werden umgekehrt die weiblichen Blüten durch die männlichen verdrängt. Die Randblüten verkümmern und fallen schliesslich ganz ab, so dass die Köpfchen rein männlich werden. Wie erwähnt, sind nach Hildebrand's Meinung die wenigen neutralen Blüten im Centrum der Köpfchen der Rest, der noch nicht gänzlich verschwundenen männlichen Blüten. Hildebrand ist sogar der Meinung, dass sich, entsprechend den rein männlichen Köpfchen, auch rein weibliche würden finden lassen, in denen jede Spur männlicher Blüten unterdrückt ist. Es ist ihm nämlich entgangen, dass diese wenigen grossen centralen Blüten durchaus kein unnützer Rest, sondern dass sie Honigblüten sind. Da sämtliche weibl. Blüten nur Rudimente von Honigdrüsen besitzen, sind diese Blüten äusserst wichtig und keineswegs den verkümmerten weiblichen Randblüten der männlichen Köpfchen analog zu setzen, wie Hildebrand und Müller es thun. Diese Honigblüten sind nicht als transformierte männliche, sondern als umgewandelte Zwitterblüten aufzufassen. Der Beweis ist leicht erbracht: Die Honigblüten mancher Species von *Petasites* besitzen noch normale oder rudimentäre Ovula, ihre Griffel sind tief geteilt und zuweilen *(Pet. niveus)* mit 2 Längsreihen von Papillen besetzt. Die rein männlichen Blüten dagegen haben allerdings auch häufig geteilte Griffel, aber niemals Papillen und Ovula. Die Honigblüten stehen also den Zwitterblüten näher als den männlichen und können daher nicht aus diesen hervorgegangen sein.

Dieser Auffassung gemäss gestaltet sich die Entwicklung der Blütenköpfchen auf Schema C wesentlich anders. Rein zwittrige Köpfchen sind hier wirklich vorhanden, dagegen ist Stadium 2 auch hier hypothetisch. Vorhanden sind wiederum Köpfchen mit rein weiblichen Randblüten und Uebergängen zu männlichen Blüten im Mittelfelde. Stadium 4 repräsentiert die rein monöcische Form. Stadium 5 ist subdiöcisch und führt, wie bei *Anaphalis,* zur secundären Andröcie, die in 6 dargestellt ist. Bei *Petasites* kommt aber ausserdem, analog *Leontopodium* und *Anaphalis,* auch die primäre Andröcie vor. Es existieren Köpfchen (7), die central Zwitterblüten, am Rande Uebergänge zu männlichen Blüten besitzen, bei denen also keine Spur von einer Verweiblichung der Randblüten zu finden ist. Die rein männlichen Köpfchen werden hier auf direktem Wege erzielt (8).

Die Reihe der Honigblüten enthaltenden Köpfchen ist an das hypothetische Stadium (2) angeschlossen worden.

Aus dem Stadium 9 mit Uebergängen zu Honigblüten und weiblichen Randblüten entwickeln sich die Köpfchen des Stadiums 11.

Bei der Gattung *Petasites (P. albus, niveus* etc.) kommen also folgende Formen der Geschlechterverteilung vor:

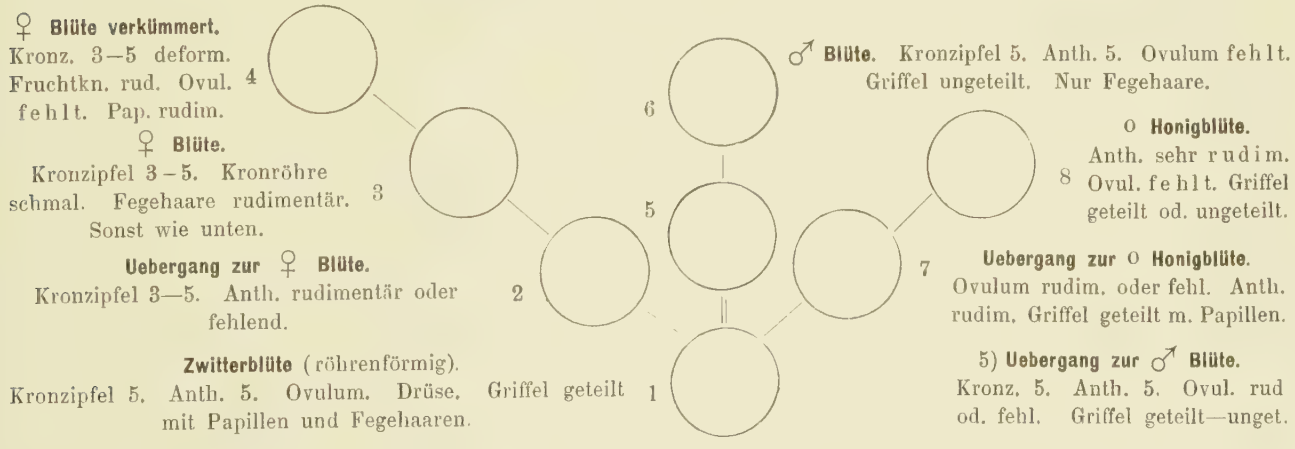
1. Hermaphroditismus
2. Monöcie
3. Subdiöcie
4. secundäre Andröcie
5. primäre Andröcie
6. Agamogynöcie (weibl. Blüten u. Honigblüten)

Ausser von Hildebrand werden die Honigblüten von *Petasites* auch von anderen Autoren nicht als solche anerkannt. Kirchner hält sie für verkümmerte männliche Blüten und Hoffmann (I, pag. 290) bezeichnet sie als unfruchtbare Zwitterblüten. Nach Gremli ist *Petasites* mehr weiblich oder mehr zwittrig. Am meisten weicht Kerner's Auffassung von *Petasites* von derjenigen der übrigen Autoren und vom wahren Sachverhalt ab. Dieser Autor reiht die Gattung *Petasites* in seine sechste Gruppe für Geschlechterverteilung ein, welche Arten umfasst, die an sämtlichen Stöcken neben scheinzwittrigen Pollenblüten reine Fruchtblüten tragen, aber der ächten Zwitterblüten entbehren. „Es giebt Stöcke"; sagt Kerner (pag. 271), „die sehr viele scheinzwittrige Pollenblüten und nur sehr wenige reine Fruchtblüten in ihren Köpfchen haben und umgekehrt. Diese zweierlei Stöcke weichen in ihrem äusseren Aussehen sehr auffallend ab, und man könnte darum die Pestwurz bei flüchtiger Betrachtung auch für zweihäusig halten." Aus dieser Schilderung geht hervor, dass Kerner nicht nur die Honigblüten als solche nicht erkannt hat, sondern dass ihm auch die, 30 Jahre vorher, Hildebrand bekannt gewesenen Formen der rein männlichen Köpfchen oder diejenigen mit einzelnen verkümmerten weiblichen Randblüten, unbekannt geblieben sind.

Eine Species von *Petasites,* nämlich: *Pet. fragrans* besitzt in rein männlichen Köpfchen einige weiblichen Zungenblüten statt der weibl. Dauerform mit reducierter Krone. Da mir andere Formen dieser Species nicht bekannt, mag sie für's Erste zu diesem Schema gezählt werden.

Die Gattung *Petasites* gehört zur Gruppe der *Senecioneae-Senecioninae.* Von 14 Arten habe ich 4 untersucht. Nach Müller ist *Petasites (albus)* zweihäusig mit viererlei Blütenformen, nach Hoffmann unvollständig zweihäusig. Wie im Vorhergehenden gezeigt, existieren ausser diesen Formen auch noch hermaphrodite, monöcische, primär und secundär andröcische.

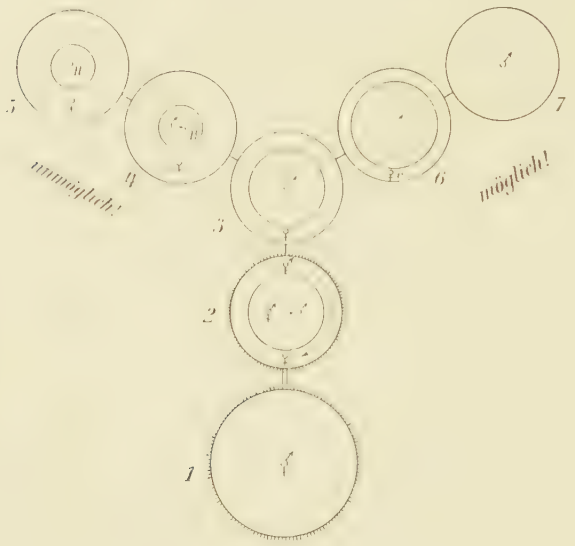
Schema XII A. Entwicklung der Einzelblüten.



oH = neutrale Honigblüte.

Tubuliflorae — Senecioneae.
Senecioneae — Senecioninae.
Petasites albus.
Petasites niveus.
„ *officinalis.*
„ *frigidus.*

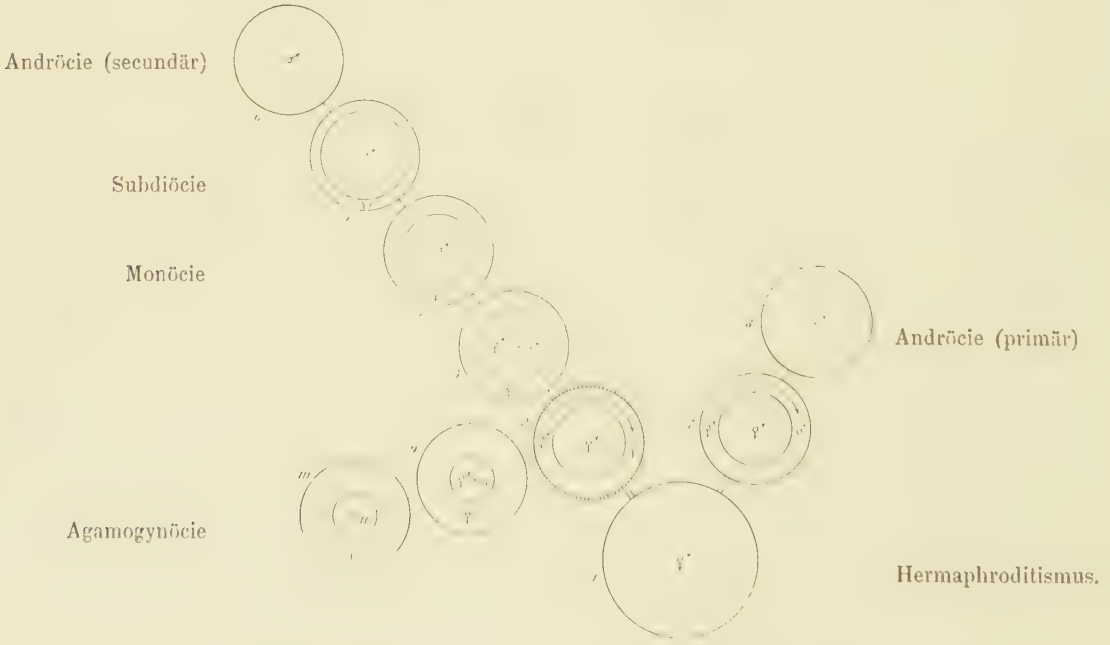
Schema XII B. Entwicklung der Blütenköpfchen von *Petasites albus*.
Nach Hildebrand und H. Müller.



♂*H* = neutrale Honigblüte. ♀*v* = verkümmerte weibl. Blüte.

Schema XII C. Entwicklung der Blütenköpfchen.

Petasites albus	alle Stadien ausser 1.	*Petasites officinalis*	6 oder 7 und 10.
„ *niveus*	alle reellen Stadien.	„ *frigidus*	6, 8 und 10.



♂*H* = neutrale Honigblüte ♀*v* = verkümmerte weibliche Blüte.

Schema XIII.

Centaurea Jacea.

„In der Vielgestaltigkeit der Blumenköpfe unserer gemeinen *Centaurea Jacea,*“ sagt Müller (V, pag. 241) „liegt uns ein lehrreiches Beispiel des Entstehens neuer Blumenformen vor, wohl wert, von Jedem, der sich für die Entwicklungslehre interessiert, näher ins Auge gefasst zu werden“. Müller's Aufsatz ist in der That sehr interessant, leider ist es mir nicht möglich gewesen, alle die mannigfaltigen Blütenformen von *Centaurea Jacea* aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Ich habe nämlich Exemplare aus 12 verschiedenen Orten der Schweiz und Oesterreichs, ferner Varietäten und andere Species der Gattung *Centaurea* im Ganzen aus 36 Gegenden untersucht und fand, wohl nur durch Zufall, immer die gleichen Blütenverhältnisse: nämlich Köpfchen, die central zwittrige Blüten und peripherisch neutrale Strahlblüten enthielten. Ich habe nun trotzdem versucht, ein Schema für die Entwicklungsgeschichte von *Cent. Jacea* nach der Beschreibung Müllers aufzustellen. Da keine Abbildungen der verschiedenen Blütenformen gegeben und da ferner Uebergangsformen wohl erwähnt, aber nicht näher geschildert werden, konnten im Schema auch nur die wichtigsten Entwicklungsstufen angegeben werden. Es sei hier die Müller'sche Uebersicht über die Geschlechterverteilung wiedergegeben, weil seine eigene Darstellungsmethode uns am schnellsten über seine Auffassung orientiert.

Stammform.

Alle Blüten des Köpfchens zweigeschlechtig.

a.	b.
Uebergang zur Weiblichkeit.	Uebergang zur Männlichkeit.
a_1 (erste Stufe) Aeussere Blüten verkleinert, weiblich, innere zweigeschlechtig, von ursprünglicher Form.	b_1 (erste Stufe) Randblüten vergrössert, strahlend, weiblich, innere zweigeschlechtig, von ursprünglicher Form.
a_2 (zweite Stufe) Alle Blüten verkleinert, weiblich.	b_2 (zweite Stufe) Randblüten stärker vergrössert, strahlend, geschlechtslos, innere zweigeschlechtig, von ursprünglicher Form.
a_3 (dritte Stufe) Randblüten wieder vergrössert, strahlend, geschlechtslos, Scheibenblüten verkleinert, weiblich.	b_3 (dritte Stufe) Randblüten stärker vergrössert (oft weiss), strahlend, geschlechtslos, innere vergrössert, der Funktion nach männlich.

Will man die Schemata exact nach der Müllerschen Tabelle richten, so ist man gezwungen, die grosse weibliche Strahlblüte auf zweifachem Wege von der Zwitterblüte abzuleiten, und zwar einmal auf einem indirekten, das anderemal auf einem direkten Wege. Die obige Tabelle zeigt nämlich eine Lücke; denn in der Reihe b entsteht die strahlende neutrale Blüte aus der strahlenden weiblichen Blüte, und dieses Verhalten stimmt mit den an anderen Compositen gemachten Erfahrungen überein. In der Reihe a dagegen folgen auf die verkleinerten weiblichen Blüten direkt strahlende geschlechtslose Blüten. Die Phylogenie verlangt aber zwischen diesen beiden extremen Formen vergrösserte weibliche Blüten. Ohne Kenntnis der Uebergangsformen ist die Construktion eines Schema für die Entwicklung der Einzelblüten kaum ausführbar; ich habe mich daher mit der schematischen Darstellung der Entwicklung der Blütenköpfchen, gemäss Müllers Tabelle, begnügt. Auf dem Schema XIII Seite 46 wird man die 7 von Müller beschriebenen Stufen leicht wiedererkennen. Auch die fehlenden Zwischenformen kann man sich in der rechten Reihe ergänzen. Nur in der weiblichen Reihe, zwischen den rein weiblichen Köpfchen (Stadium 3) und denen mit neutralen Strahlblüten (Stadium 5) klafft die vorhin erwähnte Lücke. Sie ist daher durch ein hypothetisches Stadium mit verkleinerten weiblichen Blüten central und weiblichen Strahlblüten peripherisch aus-

gefüllt worden. Da nach Müller die extremen Formen durch eine lückenlose Kette mit der Stammform verbunden werden, so ist vermutlich auch diese Form vorhanden und von Müller nur übersehen worden. Sie würde correspondieren mit dem Köpfchen der anderen Reihe, welches central zwittrige Blüten und peripherisch weibliche Strahlblüten enthält (Stad. 6).

Bemerkenswert ist, dass auch bei *Cent. Jacea* das männliche Geschlecht sich erst spät, d. h. am Ende einer Entwicklungsreihe ausbildet. Die Zwitterform wird streng beibehalten, auch nachdem die Randblüten nicht nur weiblich, sondern auch schon geschlechtslos geworden (Stad. 7). Müller schildert das Männlichwerden folgendermassen: „Endlich aber, nachdem die Randblüten ihre Corolle auf's äusserste vergrössert und, abgesehen von einem dünnen tauben Fruchtknoten, alle übrigen Teile ganz verloren haben, ergreift die Abänderung auch die Scheibenblüten; deren Griffeläste thun sich, nach dem Herausfegen des Pollens aus der Antherenröhre, immer weniger, schliesslich gar nicht mehr auseinander und beginnen dann von der Basis her zu einer soliden Fegestange zusammenzuwachsen."

Die Differenzierung der männlichen Blütenköpfchen geht noch weiter, indem die neutralen Strahlblüten weiss werden, während die Scheibenblüten rot bleiben. Da alle übrigen Blütenköpfchen ihre rote Farbe nicht verändern, so übertreffen die männlichen Köpfchen die weiblichen an Augenfälligkeit. So fein und einleuchtend auch Müllers Schilderung von der Entwicklung der *Cent. Jacea* ist, so unbegreiflich sind seine Erklärungen der Ursache und Wirkung dieser Differenzierung. Der Nutzen der grösseren Augenfälligkeit der männlichen Blüten vor den weiblichen liegt nach Müller darin, dass die Insecten dadurch veranlasst werden, erst die männlichen Blüten zu besuchen, mit deren Pollen sich zu behaften und diesen dann auf die unscheinbaren weiblichen Blüten abzuladen. Dadurch wird nun Kreuzbefruchtung gesichert. Wie denkt sich Müller diesen Vorgang? Wenn auf einer Wiese auffällige Blütenstöcke neben unscheinbaren zusammenstehen, so ist es allerdings wahrscheinlich, dass die Insecten die ersteren zuerst besuchen, ja nach Müllers früheren Ansichten (IX, pag. 319) müssten zuerst sogar alle auffälligen Blüten aufgesucht und dann erst die unscheinbaren, kleinblumigen Stöcke beachtet werden. Welchen Nutzen hätte nun aber die Pflanze, wenn die Insecten der Reihe nach alle auffälligen Blüten besuchten, d. h. wenn sie veranlasst würden, den Pollen von einer männlichen Pflanze zur anderen männlichen zu transportieren? Ich glaube zwar, dass die Insecten nicht so exclusiv verfahren, und dass sie auch einen kleinblumigen Stock besuchen, wenn er gerade in ihrer Nähe steht, aber was hilft es der Pflanze, wenn ihre weiblichen Blüten nur hie und da befruchtet werden, oder gar wenn, wie Müller behauptet, die unscheinbaren, also in diesem Falle die weiblichen Stöcke, besucht würden, wenn alle auffälligen Individuen schon ihren Besuch erhalten haben? Es würden dann ja die Insecten pollenlos von einer weiblichen Blüte zur andern fliegen. Eine Sicherung der Kreuzbefruchtung kann aber nur dann stattfinden, wenn die Insecten gezwungen werden, abwechselnd die auffälligen männlichen und die unscheinbaren weiblichen Blüten zu besuchen. So lange Müller nicht zeigen kann, dass die Differenzierung dieses Ziel erstrebt, so lange bleibt es unwahrscheinlich, dass sie Sicherung der Kreuzbefruchtung überhaupt bewirken will.

Eingeschlechtlichkeit soll nach Müller bisweilen auch durch Compensation herbeigeführt werden. Eine Vergrösserung der Randblüten bei rein zwittrigen Stöcken z. B. hat ein stärkeres Zuströmen von Saft, der für die männlichen Organe bestimmt war, zur Corolle zur Folge, es tritt daher Rudimentärwerden der Antheren ein. Die Compensationsfrage ist eine so dunkle, dass ein Urteil über sie voreilig wäre.

Ich möchte nur auf einen fraglichen Punkt hinweisen. Betrachtet man das Schema, so sieht man, dass rechts und links von dem zweigeschlechtigen Stammköpfchen zwei Blumenköpfchen abzweigen, von denen das eine central Zwitterblüten und peripherisch weibliche Blüten mit vergrösserter Corolle (Stadium 6), das andere ebenfalls Zwitterblüten, aber Randblüten mit verkleinerter Corolle enthält.

Nach Müller bewirkt im ersten Falle die Compensation die Vergrösserung der weiblichen

Randblüten. Nun könnte man fragen, warum die Compensation, die doch ein mechanischer Vorgang ist, nicht auch in der weiblichen Linie eine Rolle spielte. Wie kommt es, dass mit dem Rückgang der Antheren im zweiten Falle sogar eine Verkleinerung der Corolle zusammenfällt?

Es würde zu weit führen, wollte man hier noch auf die übrigen interessanten Fragen, die Müllers Aufsatz enthält, näher eingehen. Von seiner Blumentheorie ist noch einmal im Kapitel über den Einfluss äusserer Factoren auf das Geschlecht die Rede.

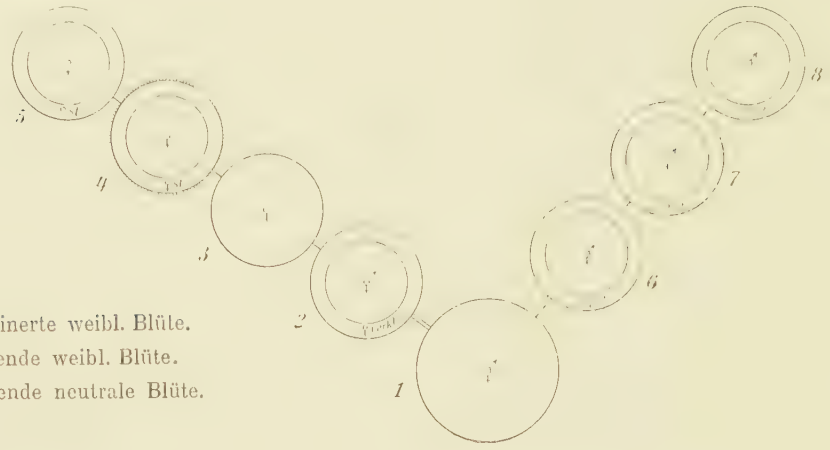
Als Anhang zu *Centaurea Jacea* füge ich noch eine andere Gruppe der *Cynareen* hinzu, die, was die Geschlechterverteilung betrifft, teils in Schema I, teils in Schema V gehört.

In Bezug auf die *Cynareen,* die nur zwittrige Exemplare besitzen, stehen meine Untersuchungen im Einklang mit den Litteraturangaben; anders verhält es sich mit der Gattung *Cirsium* DC. resp. *Caicus* L. Die Systematiker sind sich nicht einig über die Geschlechtsverhältnisse der *Cirsieen;* das ist dadurch erklärlich, dass einige Species in der einen Gegend zwittrig, in der anderen weiblich, an einem dritten Ort zwittrig und weiblich auftreten. *Cirsium arvense* z. B. wird von Müller (IX pag. 381—388) für rein zwittrig gehalten, da er die weiblichen Formen nicht erwähnt. Kirchner (pag. 720) bezeichnet *Cirs. arvense* als gynodiöcisch. Hoffmann (I pag. 322) und Gremli (pag. 239) halten die Köpfchen für homogam; durch Fehlschlagen sollen sie teilweise zweihäusig sein. Auch Warnstorf (I pag. 39) beobachtete gynodiöcische Exemplare. Knuth (I pag. 638) führt *Cirs. arvense* ebenfalls als gynodiöcisch an; es ist daher nicht recht verständlich, wie er gleich darauf hinzufügen kann: „Kerner bezeichnet die Geschlechterverteilung sehr treffend: scheinzwittrige Fruchtblüten und scheinzwittrige Pollenblüten auf getrennten Stöcken". In Kerners „Pflanzenleben" ist in der That angegeben, dass die ganze Gattung Cirsium in die Abteilung der Pflanzen mit scheinzwittrigen Frucht- und Pollenblüten gehöre. In dem Kapitel: „die Kreuzung" (pag. 272) bringt Kerner in die zwölfte Gruppe jene Arten, welche an dem einen Stocke scheinzwittrige Fruchtblüten, an dem anderen scheinzwittrige Pollenblüten tragen. Kerner fügt hinzu: „Das wurde beobachtet an den Arten des Kreuzdorns, *Cirsium, Gnaphalium dioicum* etc." Nach Kerner kommen sogar „reine Pollenblüten" bei der Gattung *Cirsium* vor; denn an einer Stelle, wo er über Bastardbildung spricht (pag. 526), sagt er: „Für gewöhnlich sind die sämmtlichen an einem Punkte auftauchenden Stöcke eines Kratzdistelbastards entweder nur mit reinen oder scheinzwittrigen Pollenblüten, oder nur mit reinen oder scheinzwittrigen Fruchtblüten versehen". Nun sind aber alle 6 vorhin citierten Autoren der Meinung, dass *Cirs. arvense* meistens sogar rein zwittrig ist und dass die scheinzwittrigen weiblichen Exemplare nur hie und da auftreten; von einer Verkümmerung der weiblichen Organe und einer Ausbildung von Pollen- resp. männlichen Blüten ist nirgends die Rede. Die Existenz rein männlicher Blüten ist übrigens auch deshalb unwahrscheinlich, weil in den weiblichen Blüten der Cirsieen stets noch rudimentäre Antheren zu finden sind; sie haben also das rein weibliche Stadium noch nicht erreicht. Da aber nach der bisher ausnahmslos beobachteten Priorität des weiblichen Geschlechtes sich dieses stets zuerst ausbildet, ist das gleichzeitige Vorkommen rein männlicher Blüten kaum anzunehmen.

Gynodiöcisch fand ich *Cirs. heterophyllum, Cirs. oleraceum* und *Cirs. eriophorum,* die von Knuth nur als zwittrig angeführt werden. Weibliche Exemplare fand ich ausserdem bei: *Cirs. canum, Cirs. chinense, Cirs. ciliatum, Cirs. crinitum;* ob Gynodiöcie bei diesen Species bisher schon konstatiert worden ist, ist mir unbekannt.

Schema XIII. Entwicklung der Blütenköpfchen.

Tubuliflorae — Cynareae
Cynareae — Centaureinae
Centaurea Jacea



♀ *verkl.* = verkleinerte weibl. Blüte.
♀ *st* = strahlende weibl. Blüte.
o*st* = strahlende neutrale Blüte.

Bei folgenden *Centaureen* fand ich nur Stadium 7:

Centaurea amara
„ *Gaudinii*
„ *transalpina*
„ *rhaetica*
„ *pratensis*
„ *nigrescens*
„ *nigra*
„ *nervosa*
„ *phrygia*
„ *Cyanus*
„ *montana*

Von 36 *Cynareen* die ich untersuchte waren:

Hermaphrodit.

Cynareae — Echinopsidinae
Echinops sphaerocephalus
Cynareae — Carduinae
Silybum Marianum
Onopordon acanthium
Kentrophyllum lanatum
Lappa minor
„ *nemorosa*
Cirsium affine (heteroph. × oleraceum)
„ *Aleutrense (montanum × spinosissimum)*
„ *ambiguum*
„ *appendiculatum*
Cirsium arachnoideum
„ *Boujarti*
„ *Erisithales*
„ *erucagineum*
„ *excelsior*
„ *decussatum*
„ *discolor*
„ *echinatum*
„ *ferox*
„ *flavispina*
„ *Gauderii*
„ *candelabrum*
„ *Candolleanum*
— *(Erisithales × oleraceum)*

Gynodiöcisch.

Cirsium arvense
„ *palustre*
„ „ *var. albiflorum*
„ „ „ *incanum*
„ *heterophyllum*
„ *acaule*
„ *(pal. Scop. × arv. Scop.)*
„ *oleraceum*
„ *canum*
„ *chinense*
„ *ciliatum*
„ *crinitum*
„ *eriophorum*

Anhang.

a) Xeranthemum annuum und Heterothalamus brunioides.

Zwei Species, die in die Schemata nicht eingereiht werden konnten, weil ihre Entwicklungsgeschichte zu hypothetisch ist, verdienen doch eine besondere Erwähnung. Es sind dies: *Xeranthemum annuum* und *Heterothalamus brunioides*. Die erstere besitzt im Centrum der Köpfchen röhrenförmige Zwitterblüten, an der Peripherie dagegen finden sich Blüten, die den Anschein von weiblichen Randblüten haben und doch keine sind. Hildebrand findet daher, dass die Gattung *Xeranthemum* eine der merkwürdigsten unter den Compositen ist. Die Krone dieser Blüte ist schmäler als diejenige der Zwitterblüten, verkürzt, meist lippig. Der Griffel ist an der Spitze meist rundlich, ungeteilt und trägt weder Papillen noch Fegehaare. Im Fruchtknoten fehlt das Ovulum. Das Charakteristische dieser Blüten ist die mächtig entwickelte Drüse, die unzweifelhaft darauf hinweist, dass man es mit einer Honigblüte zu thun hat (Fig. 20a). Die Systematiker jedoch bezeichnen sie nirgends direkt als Honigblüten. Sprengel hält sie für weibliche Blüten und auch Hoffmann (I pag. 315) giebt an, dass diese Blüten weiblich, aber unfruchtbar seien. Auch nach Bentham, Hooker und Knuth besitzt *Xeranthemum* geschlechtslose Blüten, ihre Funktion wird jedoch nicht erwähnt. Buchenau (I pag. 121) giebt eine wichtige Beschreibung dieser Randblüten, wenn er sagt, dass sie einen langen sehr dicken Griffel besitzen, dessen Basis von einer sehr dicken gelben Anschwellung umgeben ist. Die Bedeutung dieser Anschwellung scheint Buchenau nicht bekannt zu sein.

Fig. 20a Fig. b
Fig. 20. Xeranthemum annuum 10/1.

Dem feinen Beobachter Hildebrand ist es nicht entgangen, dass die neutralen Randblüten von *Xeranthemum* durch starke Honigproduction zahlreiche Insecten heranlocken.

Was die Entwicklung dieser Blüten betrifft, so kann man wohl annehmen, dass sie einmal rein weiblich gewesen sind, ob sie aber zungen-, lippen- oder röhrenblütig gewesen, darüber kann man nur Vermutungen aufstellen.

Heterothalamnus brunioides ist inbezug auf die Entwicklungsgeschichte der Randblüten verständlicher; die Geschlechterverteilung ist jedoch komplizierter als bei der vorigen Species. Nach Hoffmann (I pag. 170) ist *Heteroth. brunioides* polygamisch-diöcisch; d. h. es sind rein weibliche Individuen mit röhrenförmigen Blüten und monöcische Individuen mit weiblichen Zungenblüten vorhanden. Weibliche Pflanzen habe ich unter dem Herbarmaterial leider nicht beobachten können.

Die sog. weiblichen Zungenblüten sind auf Fig. 21a, b abgebildet. Die Blüten sind kurzröhrig, plump, die Zunge zeigt unregelmässige Einschnitte und bisweilen auch noch die Rudimente der hinteren Kronzipfel. Der kurze papillenlose Griffel ist an der Spitze hie und da geteilt. In der Fruchtknotenhöhle zeigten sich keine wohlausgebildete Ovula. Die starke Entwicklung der Honigdrüsen weist darauf hin, dass es sich hier nicht um verkümmerte weibliche Blüten wie bei *Anaphalis* handelt, sondern dass diese Blüten dem Individuum durch Honigproduction nützlich sind. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Blüten einmal weibliche Zungenblüten gewesen sind und zwar solche, die das Lippenstadium passiert haben. Direkt aus Zwitterblüten können sie nicht entstanden sein, weil dann die männlichen und weiblichen Organe gleichzeitig rudimentär geworden wären (Petasites). Der Umstand, dass die Systematiker diese Blüten sogar für „fertile weibliche Strahlblüten“ halten, wie

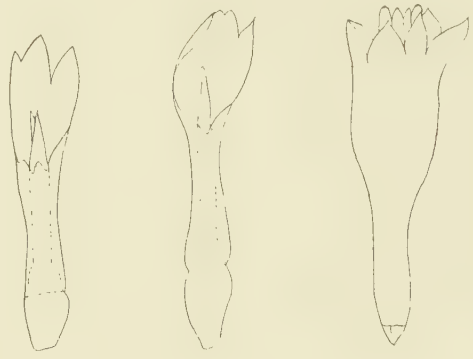


Fig. 21a Fig. b Fig c
Fig. 21. Heterothalamus brunioides 10/1.

Bentham und Hooker es thun, ist übrigens schon Beweis genug, dass diese Honigblüten einmal weibliche Zungenblüten waren. Rein weibliche Strahlblüten sind vielleicht auch wirklich noch vorhanden.

b) Ontogenetische Blütenentwicklung einiger Species.

Die phylogenetischen Untersuchungen haben das Ergebnis geliefert, dass die röhrenförmige Zwitterblüte und alle von ihr extrem verschiedenen Blütenformen durch eine ununterbrochene Kette von Zwischengliedern verbunden sind. Da bei diesen, beispielsweise in der erwachsenen weiblichen Blüte, noch rudimentäre Antheren zu finden sind, liegt die Frage nahe, ob Blüten, die im erwachsenen Zustand rein eingeschlechtlich, im jugendlichen Zustande nicht doch noch Anlagen zur Zweigeschlechtlichkeit besitzen.

Die Vermutung hat sich, wie im Folgenden gezeigt werden wird, bestätigt. Als Object für die ontogenetische Untersuchung wählte ich *Doronicum caucasicum*, ganz analog verhält sich *Chrysanthemum Leucanthemum*. Beide Arten besitzen Köpfchen, deren Scheibenblüten zwittrig röhrenförmig und deren einreihige Randblüten weibliche Zungenblüten sind. Die erwachsene Randblüte giebt keinerlei entwicklungsgeschichtliche Anhaltspunkte. Die stark entwickelte Zunge ist an der Spitze verwachsen oder schwach dreizähnig und besitzt keine Rudimente einer Oberlippe; ebenso fehlen rudimentäre Antheren.

Betrachten wir zuerst die ontogenetische Entwicklung der Zwitterblüte und dann erst vergleichsweise die der weiblichen Zungenblüte. Auf Tafel II Fig. 1—5 ist diese Ontogenie dargestellt. Die allerersten Blütenanlagen bestehen nur in einem Zellenkomplex; die erste Differenzierung besteht darin, dass eine kreisförmige Erhebung, ein Wulst, sich bildet, der zum Centrum hin eine kraterförmige Vertiefung bedingt, Fig. 1. Auf einem weiteren Stadium heben sich aus dem Wulst 5 Höcker hervor — die Anlagen zu den 5 Kronblättern: Fig. 2 a auf einem Längsschnitt, Fig. 2 b von oben betrachtet. Aus dem vertieften Grunde erheben sich nun, alternierend mit den Kronblattanlagen, 5 neue Anlagen — die künftigen Antheren: Fig. 3 a auf dem Längsschnitt, Fig. 3 b von oben gesehen. Nun beginnt wieder aus dem Grunde unterhalb der Staubblattanlagen eine neue Erhebung, die anfangs kreisförmig, sehr bald aber zweiteilig erscheint und zwar so, dass die beiden Teile im Medianschnitt liegen. Es sind dies die Griffelanlagen. Fig. 4 lässt auch die zwischen den Erhebungen liegende Vertiefung erkennen — die Anlage zur Fruchtknotenhöhle. Am Grunde bildet sich auf einem weiteren Stadium die Anlage des Ovulums, Fig. 5. Die Kronblätter und Antheren sind in der Entwicklung dem Griffel immer voraus.

Verfolgen wir nun die Ontogenie der weiblichen Zungenblüten (Taf. II Fig. 1—6). Die Blüten sind diesmal von der Mutteraxe aus betrachtet, sie liegen also auf einem Transversalschnitt. Fig. I ist identisch mit Fig. 1 der vorigen Reihe. Einen Unterschied zeigt aber Fig. II; denn statt dass sich wie bei der Zwitterblüte 5 Kronblattanlagen bilden, treten hier nur 3 zum Vorschein, die beiden hinteren werden also garnicht mehr angelegt. Dagegen finden sich auch hier an den Kronblatteinschnitten Erhebungen, die Anlagen von Antheren; auf Fig. III a treten sie deutlich hervor. Dieses Stadium stimmt mit demjenigen der Zwitterblüte Fig. 3 a ganz überein, das gilt allerdings nur für den Längsschnitt, denn die Gesamtansicht Fig. III b ist dadurch wesentlich von Fig. 3 b verschieden, dass bei ihr nur 3, bei den anderen dagegen 5 Kronblätter angelegt werden.

Auf dem nächsten Stadium, Fig. IV, sind die Anlagen des Griffels und der Fruchtknotenhöhle zu sehen, die Antheren jedoch sind nicht dementsprechend in der Entwicklung vorgeschritten wie bei Fig. 4. Noch deutlicher tritt diese Differenz bei Fig. V hervor, wo die Antheren weit hinter dem Griffel in der Entwicklung zurückgeblieben sind.

Aus diesen ontogenetischen Untersuchungen folgt:

I. dass in den jungen weiblichen Zungenblüten von *Doronicum caucasicum* und *Chrysanthemum Leucanthemum* die Stamina in gleicher Weise wie bei den Zwitterblüten angelegt werden.

II. dass diese Antherenanlagen sich nur in den ersten Stadien normal entwickeln, während sie später im Wachstum zurückbleiben und zu keiner Ausbildung gelangen.

III. dass Anlagen zu den beiden hinteren Kronblättern nicht mehr gebildet werden.

An der Kronröhrenwand der erwachsenen Zungenblüte von *Chrysanthemum Leucanthemum* fand ich die Antherenanlagen in Form kleiner am unteren Ende angewachsener Stäbchen (Fig. 6). Bei *Doronicum caucasicum* waren diese Rudimente nicht mehr zu finden.

Die Beobachtung, dass die Randblüten im jugendlichen Alter den Zwitterblüten weit näher stehen, als später, ist schon mehrmals gemacht worden, ohne dass ihr weiter Gewicht beigelegt wurde. So hat Köhne gefunden, dass die Randblüten von *Senecio cordatus* in den ersten Stadien sich weder in Grösse noch Gestalt auffallend von den Mittelblüten unterscheiden. Blumenblätter und Staubblätter werden in ganz normaler Weise angelegt und erst später abortieren die Staubblätter und die beiden hinteren Kronblätter.

Payer (Pl. 134), der die Ontogenie von *Heliopsis scabra* vorzüglich dargestellt hat, erwähnt mit keinem Wort die merkwürdige Erscheinung, dass in den weiblichen Zungenblüten die Stamina ganz wie bei den Zwitterblüten angelegt werden. Die Species, die Payer untersuchte, ist insofern noch günstiger als *Chrysanthemum Leucanth.*, als bei ihren Randblüten alle 5 Kronblätter angelegt werden und erst auf einem späteren Stadium ein Stillstand im Wachstum der hinteren Kronblätter eintritt. Bis zu diesem Augenblicke ist es nicht möglich, die Zungenblüten von den Zwitterblüten zu unterscheiden.

Ich prüfte auch die weiblichen schmalröhrigen Dauerformen von *Leontopodium alp.* Das Resultat war hier ein negatives. Es fanden sich keine Spuren von Antherenanlagen. Es scheint, dass bei sehr weit differenzierten Blüten die zwittrigen Anlagen vollständig unterdrückt sind. Weitere Untersuchungen an verschiedenen Blütenformen könnten interessante Resultate über die Stabilität der einzelnen Blütenteile, über Correlationserscheinungen und über die Phylogenie ergeben.

Generalschema für die phylogenetische Blütenentwicklung.

Vorliegendes Schema[1]) bringt nichts principiell Neues, sondern hat den Zweck, durch eine graphische Darstellung einen Ueberblick zu geben über alle in den Schemata behandelten Blütenformen und ihre phylogenetische Entwicklung. Die Stammform, die zwittrige Röhrenblüte, ist an die Basis des Schema gestellt, alle übrigen Formen werden von ihr abgeleitet. Es konnten natürlich nur die wichtigsten Formen berücksichtigt werden, und jede der mit Buchstaben bezeichneten Blütenreihen unterscheidet sich von der vorhergehenden durch einen principiell verschiedenen Entwicklungsgang, oder sie ergänzt dieselbe durch neue Blütenformen, die sich da anschliessen, wo die Nachbarreihe in der Entwicklung stehen geblieben ist. Es wäre gewiss am praktischsten gewesen, wenn man von vorn herein als Beispiel die Species hätte nehmen können, deren Blüten am weitesten differenziert sind. Leider haben gerade diese selten alle Uebergangsformen konserviert und ihre Reihen bedürfen daher der Ergänzung durch jüngere Species (z. B. Reihe F und G). Jede Reihe repräsentiert Blüten, die derselben Species angehören. Da die meisten Reihen die Entwicklung rein weiblicher Blüten darstellen, versteht es sich von selbst, dass jede Species nicht nur diese Blüten aufweist, sondern auch zwittrige oder männliche besitzt, die in den einzelnen Reihen nicht erwähnt werden, weil es sich hier nicht um die Entwicklung der Geschlechterverteilung oder der Köpfchen handelt, sondern nur um die der Einzelblüten.

Lücken in den Entwicklungsreihen sind durch gestrichelte Linien angegeben, während einheitliche Linien die Formen verbinden, die von einander getrennt wurden, um sie auf gleiche Höhe mit den gleichen Formen anderer Reihen zu bringen. Diese Art der Darstellung zeigt am anschaulichsten, dass ein und dieselbe Blütenform auf den verschiedensten Wegen erzielt werden kann. Die

[1]) vide Tafel I.

Dauerformen sind mit roter, die Uebergangsformen mit schwarzer, die Antheren mit gelber Farbe angegeben. Die Zeichnungen sind schematisiert.

Reihe A

gilt der Entwicklung der zwittrigen Zungenblüten der *Cichoriaceen,* wie sie an *Hieracium barbatum* erläutert worden ist. A_1 Uebergang der Röhren- in die Zungenform, 5 Kronzipfel teilweise mit einander verwachsen, die Streckung der Zunge hat aber noch nicht begonnen. A_2 ist vollständige Zungenblüte.

Reihe B

stellt die wichtigsten Entwicklungsphasen von *Anthemis Cotula* dar, beginnend mit dem Uebergang zur weiblichen Blüte Figur B_1 und endigend mit der neutralen Form B_5. Alle 5 Kronzipfel sind an der Zungenbildung beteiligt.

Reihe C.

Nur 3 Zipfel sind zur Zunge verwachsen, während die beiden hinteren rudimentär werden: Figur C und C_2. Die Form C_4 ist die gleiche wie B_3 der anderen Reihe; sie unterscheidet sich von ihr nur durch das durchlaufene Lippenstadium. Diese beiden Entwicklungsreihen B und C veranschaulichen die im Schema VI geschilderten von einander abweichenden Entwicklungsmodi der weiblichen Zungenblüten. Nach Reihe C differenziert sich *Leucanthemum, Doronicum* u. a. Figur C und C_2 sind konstruiert.

Reihe D

ist bis auf die Endform vollständig hypothetisch. Es handelt sich hier um die randständigen Honigblüten von *Heterothalamus brunioides.* Der rudimentäre Griffel und die Zunge deuten darauf hin, dass diese Blüten einst weibliche Zungenblüten gewesen und zwar müssen sie sich nach Reihe C_1 entwickelt haben, da hie und da Oberlippenrudimente vorkommen.

Reihe E.

Die Entwicklung der randständigen Honigblüte von *Xeranthemum annuum* ist vollständig hypothetisch; da sie dem rudimentären Griffel nach einst weiblich gewesen und somit eine weitgehende Differenzierung erlitten hat, darf sie hier nicht übergangen werden.

Reihe F

ist in der Gattung *Gerbera* verwirklicht und spaltet sich in 2 Reihen a und b. F_1 bis F_4 a ist der Entwicklungsmodus von *Gerbera Wrightii,* F_1 bis F_6 b derjenige von *Gerbera viridifolia,* F_1 der Uebergang zur Lippenblüte; F_2 die lippige Dauerform wandelt sich links unter gleichzeitiger Modifikation der Antheren und der Krone in eine weibliche Zungenblüte um; rechts behält sie die Lippenform bei, während nur die Antheren zurückgehen. Die weibliche Lippenblüte F_4 b geht in die Zungenblüte F_6 b über. Diese Blüte entspricht vollständig derjenigen der Reihe C. Beide Blüten haben ein Lippenstadium durchlaufen; bei der einen, C_3, war es nur eine kurze Entwicklungsstation, bei der anderen, F_6 b, war es Dauerzustand gewesen. Bei *Gerbera viridifolia* sind keine Blüten ohne Lippenrudimente vorhanden, wohl aber bei *Anandria tomentosa,* einer verwandten Species, die in

Reihe G

dargestellt ist. Die zwittrige Lippenblüte G, ferner die Zungenblüte G_2, die mit F_6 b identisch ist, und die nahe Verwandtschaft berechtigen zu dem Schluss, dass *Anandria tomentosa* sich analog *Gerbera viridifolia* entwickelt hat. F_3 schliesst sich an Blüte G_2, also auch an F_6 b an, zeigt keine Rudimente der hinteren Kronzipfel mehr. Diese Blüte ist wiederum gleich C_3 und B_4 der vorhergehenden Reihen.

Reihe H

findet sich bei vielen Species der Gattung *Erigeron* z. B. bei *Erig. acer* und entwickelt sich in ihren ersten Formen aller Wahrscheinlichkeit nach analog Reihe J, die letzten Formen gehen nach G.

Zwischen der Urform und der weiblichen Dauerform H, fehlen die Uebergänge; es ist aber aus den schon angeführten Gründen anzunehmen, dass die Dauerform sich analog *Leontopodium* entwickelt habe. Die weibliche Blüte mit reducierter Krone geht in die Zungenblüte über, indem 3 vordere Kronzipfel sich strecken und mit einander verwachsen (Fig. H_2). Vollständige Zungenblüte ist H_3. Verschwinden noch die Rudimente der hinteren Kronzipfel, so resultiert Figur H_4, die von den drei übrigen auf gleicher Höhe stehenden Zungenblüten der Reihen B, C, G in nichts abweicht. Es ist hier die interessante Thatsache zu beobachten, dass auf 4 verschiedenen Entwicklungswegen ein und dieselbe Blütenform erreicht wird. Wenn Reihe F a sich noch weiter entwickeln würde, und es ist wahrscheinlich, dass innerhalb derselben oder einer anderen Species die Dauerform wirklich erreicht wird, so kommt noch ein fünfter Entwicklungsmodus hinzu.

Reihe J

die Entwicklung von *Leontopodium alp.* veranschaulichend, spaltet sich in 3 Nebenreihen. Reihe J, den Uebergang der Zwitterblüte in eine weibliche Blüte darstellend, führt zunächst zu 2 sehr ähnlichen Blütenreihen a und b, die sich nur dadurch unterscheiden, dass in der ersten die Zahl 5 der Kronzipfel konserviert wird, von J_1 a bis zur Dauerform J_3 a, während in der Reihe b, mit der Verschmälerung der Krone zugleich auch deren Kronzipfelzahl auf 3 herabsinkt. In den Schemata ist auf diese Differenz bei den weiblichen Blüten kein Gewicht gelegt, während hier die 5-Zipfligkeit der Dauerform wegen der analogen Entwicklung von *Erigeron* von Bedeutung ist. J_1 c und J_2 c sind die wichtigsten Formen der Honigblüten von *Leontopodium*. Zwischen diesen und der Reihe J b ist:

Reihe K

eingeschaltet. Von den 4 Blütenformen der Species *Haastia Sinclairii* sind 2, nämlich die Urform und die weibliche Dauerform K, identisch mit denen von *Leontopodium*. Die Entwicklung der weiblichen Blüten mit reducierten Kronen wird aber in dieser Reihe noch weiter fortgeführt. K_2 besitzt nur noch ein Rudiment der Krone, welche bei K_3 vollständig abortiert ist. Während auf der linken Seite der 4 auf gleicher Höhe stehenden Dauerformen in der Gattung *Erigeron* eine immer stärkere Ausbildung der reducierten Krone erstrebt und erreicht wird, geht auf der rechten Seite bei *Haastia* die Krone dem völligen Schwinden entgegen.

Reihe L

trägt einen völlig anderen Charakter und stellt die Entwicklung von *Centaurea Jacea* dar. Die 2 ersten Blüten sind nach Müller's Beschreibung, L_1 auch nach einer verwandten Cynaree: *Cirsium arvense* konstruiert. Sie ist ein Uebergang in die weibliche Röhrenblüte. Die Zwitterblüten der Cynareen sind eher strahlblütig als röhrenblütig; da Uebergänge dieser Formen bis jetzt nicht gefunden wurden und diese Differenzen auch nicht schwerwiegend sind, wurden sie im Schema übergangen. L_2, weibliche Strahlblüte, geht durch Reduktion des Griffels in L_3 und endlich in den geschlechtslosen Strahl L_4 über.

Reihe M.

Es handelte sich in den vorhergehenden 9 Reihen um die Entwicklung weiblicher oder neutraler Blüten, eine einzige Reihe gilt den männlichen Blüten. Der Grund liegt darin, dass die männlichen Blüten streng die Röhrenform der Zwitterblüten konservieren und einer sehr geringen Differenzierung unterworfen sind. Sie wandeln sich weder in Schauapparate noch in Honigblüten um. Die Reihe M ist in ihren Hauptformen bei allen monöcischen, andromonöcischen und andröcischen Compositen entwickelt. Die männlichen Blüten von *Leontopodium* oder *Anaphalis margaritacea*

sind typisch für diese Formen. M_1 mit reduciertem Ovulum und schwach geteiltem Griffel ist Uebergangsform. Bei M_2 ist das Ovulum gänzlich geschwunden und der Griffel vollständig Pollenbürste geworden. Die folgende Form M_3 zeigt keine Spur eines Fruchtknotens mehr.

Reihe N

Honigblüten von *Petasites albus*. N_1 mit rudimentärem Ovulum und noch geteiltem Griffel; N_2 ohne Ovulum und mit ungeteiltem, verkümmertem Griffel. Beide Blüten zeigen Antherenrudimente und eine stark entwickelte Drüse.

Von 13 Entwicklungsreihen haben 11 die Urform noch konserviert, bei einer Reihe (G) ist wohl noch die Zwitterblüte, aber nicht die röhrenförmige, sondern eine lippenförmige erhalten; eine Reihe (D) zeigte die Urform überhaupt nicht mehr. 6 Reihen haben die neutrale Blüte als Endform, 6 die weibliche; eine Reihe schliesst mit der rein männlichen Blüte und eine mit der Zwitterblüte (modificiert). Die grösste Entwicklungsfähigkeit zeigt sich in den weiblichen Reihen, die auf verschiedenem Wege viererlei Hauptformen erreichen: 1. weibliche Blüten mit vergrösserter Corolle; 2. mit verkleinerter Corolle; 3. neutrale Strahlblüten; 4. neutrale Honigblüten. Bemerkenswert ist, dass aus der Urform auf direktem Wege wohl neutrale Honigblüten, nie aber neutrale Strahlblüten hervorgehen, diese entwickeln sich immer nur aus weiblichen Blüten.

Aus der männlichen Reihe gehen keine weiteren Formen hervor.

Die Entwicklung der Geschlechterverteilung innerhalb der Köpfchen.

Die Schemata für die Entwicklung der Blütenköpfchen bei den Compositen haben gezeigt, dass die Verteilungsmöglichkeiten der Geschlechter innerhalb derselben Köpfchen eine sehr grosse ist, und dass ein und derselbe Modus auf verschiedenem Wege erreicht werden kann. Trotzdem lassen sich in der Menge der Formen strenge Gesetzmässigkeiten und bestimmte Entwicklungswege konstatieren. Die Compositen sind zum Studium der Geschlechtsverhältnisse ganz besonders geeignet, weil in jedem Köpfchen eine grosse Zahl Blüten vorhanden ist, und dadurch die Variationsmöglichkeiten ohne Gefahr für den Bestand des Individuums sehr gross sind. Es können beispielsweise in einem hermaphroditen Köpfchen die Randblüten variieren, während die Scheibenblüten intakt bleiben. Auf diese Weise riskiert das Individuum nichts. Erweisen sich die Veränderungen der Randblüten als günstig, so können dieselben oder auch andere Umwandlungen nun auch mit den Scheibenblüten vor sich gehen. Die verschiedenen Entwicklungswege dieser zwittrigen Köpfchen habe ich durch eine schematische Darstellung zu veranschaulichen versucht. (Siehe Schema Seite 53). Vom ursprünglichen Fall, dem Hermaphroditismus aus entwickelt sich das Köpfchen nach 2 Hauptreihen, einer männlichen und einer weiblichen. Die erste beginnt mit dem Männlichwerden der Randblüten (Andromonöcie I_1) und schliesst mit dem Männlichwerden sämtlicher Blüten (Andröcie I_2).) Sie kommt relativ selten vor. (In Verbindung mit Gynöcie *[Brachylaena dentata]*; mit Gynomonöcie *[Anaphalis yedoënsis]*; mit Andromonöcie und Gynöcie *[Ant. carpatica]*; mit Andromonöcie, Gynomonöcie und Gynöcie *[Ant. dioica]*; und mit anderen komplicierten Geschlechterverteilungen, aber nie allein mit Hermaphroditismus oder Andromonöcie). Sie ist auch nicht weiter entwicklungsfähig.

Die weibliche Hauptreihe beginnt mit dem Weiblichwerden der Randblüte (Gynomonöcie II) und zeigt von da aus eine fünffache verschiedene Weiterentwicklung:

a) Die einfachste führt durch das Weiblichwerden sämtlicher Blüten zur Gynöcie (a_1) und von hier *(Centaurea Jacea)* durch Neutralwerden der Randblüten noch einen Schritt weiter zur Agamogynöcie (a_2) mit centralstehenden weiblichen und randständigen neutralen Blüten *(Cent. Jacea)*.

b) Die zweite von der Gynomonöcie ausgehende Reihe kompliciert sich durch Auftreten einer männlichen Welle innerhalb der weiblichen; sie führt so zunächst zur Trimonöcie (b_1) und

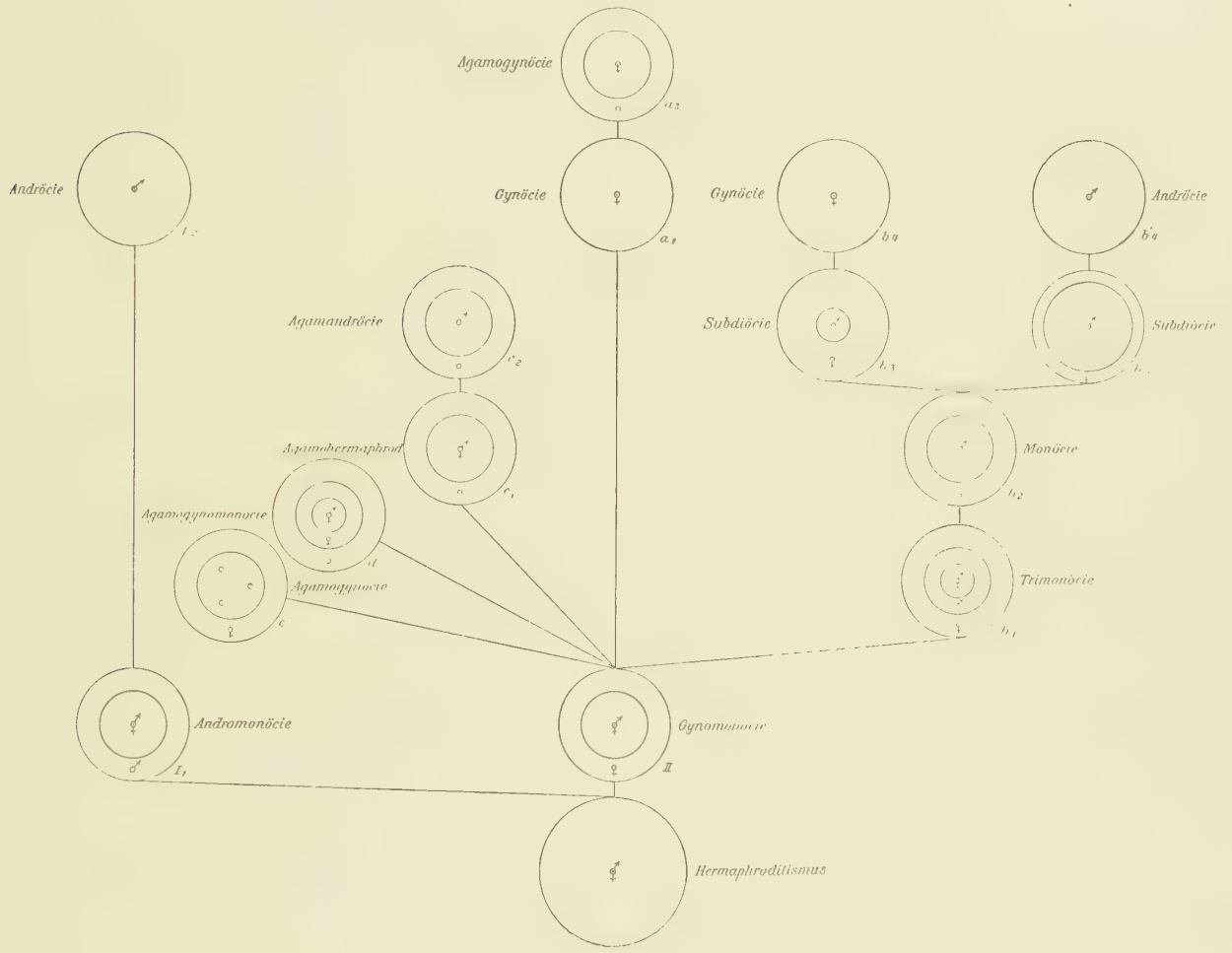
dann zur Monöcie (b_2); durch Ueberwiegen des einen oder anderen Geschlechtes (Subdiöcie, b_3 und b_1, b'_3) führt diese schliesslich zur Gynöcie und Andröcie (b_4 und b_1, b'_4 secundär). Beispiel: *Leontopodium alpinum.*

c, d und e sind durch Hinzutreten von neutralen Blüten ausgezeichnet:

c) Die neutrale Welle setzt innerhalb der weiblichen Blüte an. Im gynomonöcischen Köpfchen werden die Zwitterblüten neutral: (Agamogynöcie c *[Petasites]).*

d) Die neutrale Welle tritt im gynomonöcischen Köpfchen von aussen heran und verwandelt

Generalschema für die Geschlechterverteilung innerhalb der Köpfchen.



entweder nur die äusseren weiblichen Randblüten in neutrale Blüten: (Agamogynomonöcie d *[Anthemis cotula]),* oder

e) alle weiblichen Blüten (Agamohermaphroditismus e_1 *[Centaurea Jacea]);* oder endlich es werden noch die Zwitterblüten zu männlichen Blüten (Agamandröcie e_2 *[Cent. Jacea]).*

Gesetze:

1. Die weiblichen, männlichen und neutralen Entwicklungswellen schreiten acropetal vor.
2. Die weibliche Welle setzt stets an der Peripherie ein; wo beide (auch männliche) vor-

kommen, geht sie also ausnahmslos der männlichen voraus. (Andromonöcie führt nicht zur Monöcie, sondern nur zur Andröcie).

3. Die männliche Welle kann auch innerhalb rein weiblich gewordener Blütenkreise einsetzen: aus Gynomonöcie kann also Trimonöcie und Monöcie werden. Die Monöcie entsteht also ausschliesslich über die Gynomonöcie und enthält immer die männlichen Blüten im Centrum.

Kombinierte Geschlechterverteilung innerhalb der „Art".

Für die häufigsten Combinationen der Geschlechterverteilung existiert eine besondere Terminologie, sie ist jedoch, wie im Folgenden gezeigt werden wird, unzulänglich.

Wenn eine hermaphrodite Species sich zu differenzieren beginnt, liegt es nahe, dass nicht gleich sämtliche Individuen gleichzeitig sich umwandeln, sondern dass ein Teil der Individuen intakt, hermaphrodit, bleibt. Wird z. B. ein Teil gynomonöcisch, so existieren nebenbei auch noch hermaphrodite Exemplare. Nach Schulz (Loew I, pag. 379—381) sind diese Fälle häufig, ein Ausdruck für diese Geschlechterverteilung existiert jedoch nicht.

Die bekannten Combinationen sind folgende:

Gynodiöcie = Hermaphroditismus und Gynöcie.
Androdiöcie = „ und Andröcie.
(fehlt bei den Compositen.)
Diöcie = Gynöcie und Andröcie.
Triöcie = Hermaphroditismus und Gynöcie und Andröcie.
(Bei den Compos. immer nur in Verbindung mit anderen Geschlechterverteilungen.)
Tetröcie (viererlei Ind.) = Polygamie = Polymorphie = triöcische Polygamie etc.

Alle diese Ausdrücke sind sehr vag und werden in der Praxis auch nicht als genügend angesehen; denn, wenn eine Art als „tetröcisch" bezeichnet wird, werden trotzdem immer die einzelnen Modi der Geschlechterverteilung noch besonders angegeben, nach Individuen, oder in Combination oder gleichzeitig in beiderlei Form. Im Grunde genommen giebt es keine di-, tri- oder tetröcische Arten, weil die secundäre Diöcie nur nach Passieren anderer Geschlechterverteilungen möglich ist und von diesen in der Regel, wenigstens bei den Compositen, einige erhalten bleiben. Bei *Leontopodium alpinum* sind z. B. alle auf dem Schema der Köpfchen (Seite 53) angeführten Geschlechterverteilungen vorhanden, ausser dem Hermaphroditismus, dem Agamohermaphroditismus und der Agamandröcie.

Die bei den Compositen bis jetzt von mir konstatierten Combinationen in der Geschlechterverteilung sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt worden. Dass diese Tabelle nicht auf Vollständigkeit Anspruch machen kann, ist selbstverständlich.

Geschlechterverteilung nach Individuen und Zahl der geschlechtlich differenzierten Blütenformen innerhalb der Art.

I. Einerlei Individuen
  a) einerlei Blüten
    Hermaphroditismus 155 Arten
    Parthenogenesis[1]) *(Antennaria alpina)*
  b) Zweierlei Blüten
    α) ♂ ♀ Gynomonöcie 218 Arten
    β) ♂ ♂ Andromonöcie, fehlt
    γ) ♀ ♂ Monöcie 29 Arten
    δ) ♂ o Agamohermaphroditismus 13 Arten

[1]) Siehe Juel.

II. Zweierlei Individuen (Diöcie)
a) zweierlei Blüten
α) ☿ und ♀ Gynodiöcie 15 Arten
β) ♀ und ♂ Diöcie 26 Arten
γ) ☿ und ♂ Androdiöcie fehlt
b) dreierlei Blüten
α) ☿ ♀ und ♂ ♀ *(Denecia capensis)*
β) ☿ ♀ und ♂ *(Anaphalis yedoënsis)*
γ) ☿ ♂ und ♀ *(Brachylaena discolor)*
δ) ♀ und ♂ o *(Heterothalamus brunioides)*
III. Dreierlei Individuen (Triöcie)
dreierlei Blüten
α) ☿ ♂ + ♀ + ♂ *(Antennaria carpatica)*
β) ☿ ♀ + ☿ o + ♂ ♀ o 2 Arten *(Anthemis)*
IV. Viererlei Individuen (Tetröcie)
dreierlei Blüten
α) ☿ ♀ + ☿ ♂ + ♀ + ♂ *(Antennaria dioica)*
V. Fünferlei Individuen (Pentöcie)
α) ☿ + ☿ ♂ + ♂ + ☿ ♀ + ♂ o *(Anaphalis margaritacea)*
VI. Sechserlei Individuen (Hexöcie)
a) viererlei Blüten
α) ☿ + ☿ ♀ + ♀ + ☿ o + ♂ o + ♀ o *(Centaurea Jacea)*
VII. Siebenerlei Individuen (Heptöcie)
α) ☿ + ☿ ♂ + ♂ + ☿ ♀ ♂ + ♀ ♂ + ♂ o + ♀ o *(Petasites)*
VIII. Achterlei Individuen (Octoecie)
α) ☿ ♂ + ☿ ♀ + ♀ ♂ + ☿ ♀ ♂ + ☿ ♀ o + ♀ + ♂ + ♀ o *(Leontopodium alpinum).*

Auch bei dieser Zusammenstellung sind keine Uebergänge berücksichtigt, mit Ausnahme der Trimonöcie. Dadurch wird eine Ungenauigkeit in der Darstellung der Geschlechtsverhältnisse bedingt; denn es existieren zwischen den einzelnen Formen so feine Uebergänge, dass bei der Entscheidung, ob ein Köpfchen zu dieser oder jener Gruppe gehört, Willkür kaum vermieden werden kann.

Die Tabelle zeigt 18 Combinationen in der Geschlechterverteilung; diese Zahl ist im Vergleich mit den möglichen Combinationen eine äusserst geringe. Denn rechnet man statt der 13 verschiedenen auf dem Schema der Köpfchen angegebenen Glieder nur mit 10, weil einige Combinationen, z. B. die Gynöcie mit der Agamogynöcie u. s. w. nicht möglich sind, so ergiebt eine Combination von 10 Gliedern von der 1 bis ➢ 10. Klasse über 1400 Combinationsmöglichkeiten.

Betrachtet man das Schema vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt, so ist unverkennbar, dass die Entwicklung in der Richtung zur Diöcie hinstrebt; denn alle Reihen enden mit der Getrenntgeschlechtlichkeit. In den meisten Fällen wird die Diöcie auf primärem Wege erreicht.

Geschlechterverteilung nach Individuen resp. Köpfchen und Zahl der Blütenformen.[1])

A. Köpfchen mit einerlei Blüten.
a) röhrenförmig
1. ☿ *Vernonia*
2. ♂ } *Leontopodium*
3. ♀ }

[1]) Mit Berücksichtigung von Geschlecht und Form der Blüte.

b) lippenblütig
1. ♂ *Leuceria*
c) zungenblütig
1. ♂ *Hieracium.*

B. Köpfchen mit zweierlei Blüten.
a) röhrenförmig
1. ♂ ♀ *Gnaphalium*
2. ♂ ♂ } *Leontop.*
3. ♀ ♂ }
4. ♂ o *Xeranthemum*
5. ♀ o *Leontopodium*
6. ♂ o *Centaurea*
7. ♂ (♀ verkümmert) *Anaphalis*
b) röhrenförmig und strahlförmig oder zungenförmig
1. ♂$_R$ ♀$_Z$ *Senecio*
2. ♂$_R$ o$_Z$ *Anthemis*
3. ♂$_R$ o$_{St}$ }
4. ♂ o$_{St}$ } *Centaurea*
5. ♀ o$_{St}$ }
6. ♂$_R$ ♂$_L$ *Plazia*
7. ♂$_R$ ♀$_Z$ *Hieracium*
8. ♂$_L$ ♀$_Z$ *Anandria*
9. ♂$_R$ ♀$_Z$ *Psiadia*

C. Köpfchen mit dreierlei Blüten.
a) röhrenförmig
1. ♂ ♂ ♀ } *Leontopodium*
2. ♂ ♀ o }
b) röhrenförmige und zungenblütige oder lippenblütige
1. ♂$_R$ ♀$_R$ ♀$_Z$ *Erigeron*
2. ♂$_R$ ♀$_Z$ o$_Z$ *Anthemis*
3. ♂$_R$ ♂$_L$ ♀$_Z$ }
4. ♂$_L$ ♀$_L$ ♀$_Z$ } *Gerbera*

D. Köpfchen mit viererlei Blüten.
♂$_R$ ♂$_L$ ♀$_L$ ♀$_Z$ *Anandria.*

Nach obiger Zusammenstellung ergeben sich 27 verschiedene Combinationen von Blütenformen innerhalb der Köpfchen. 19 Combinationen werden mit der Zwitterblüte gebildet, 16 mit weiblichen Blüten, 6 mit männlichen und 9 mit neutralen Blüten. Die männlichen Blüten sind also auch hier wieder am schwächsten vertreten.

Zusammenfassung der Gesetzmässigkeiten.

I. Sämmtliche bei den Compositen gefundenen 14 Blütenformen lassen sich von einer gemeinsamen Urform, der röhrenförmigen Zwitterblüte ableiten.

II. In einem jugendlichen Stadium lassen sich zwittrige Anlagen auch bei in erwachsenem Zustande rein weiblichen Blüten nachweisen.

III. Die weiblichen Blüten zeigen eine starke Modificationsfähigkeit, sowohl inbezug auf die Corolle als auf den Stempel.

IV. Bei den männlichen Blüten finden keine weiteren Modificationen statt.

V. Die neutralen Blüten gehen nur über das weibliche Stadium, nie direkt aus Zwitterblüten hervor.

VI. Eine Correlation in der Ausbildung der Organe lässt sich bei der phylogenetischen Blütenentwicklung nicht nachweisen.

VII. Ein und dieselbe Entwicklungsstufe kann auf verschiedenem Wege erreicht werden.

VIII. Entsprechend I. lassen sich auch sämmtliche Blütenköpfchen von einer gemeinsamen Form, dem zwittrigen Köpfchen, ableiten.

IX. Gemäss dieser Voraussetzung schreitet die phylogenetische Blütenentwicklung innerhalb eines Köpfchens stets in acropetaler Richtung fort.

X. Alle Blütenköpfchen eines Individuums erwiesen sich als gleich.

XI. Alle auf dem gleichen Blütenkreise befindlichen Blüten eines Köpfchens sind einander gleich oder nahezu gleich.

XII. Die am weitesten differenzierten Blüten eines Köpfchens stehen stets an der Peripherie.

XIII. Die weibliche Entwicklung beginnt ausnahmslos am Rande der Köpfchen; die männliche und neutrale Entwicklung kann sowohl an der Peripherie als auch innerhalb der weiblichen Randblüten ansetzen.

XIV. In monöcischen Köpfchen sind die weiblichen Blüten phylogenetisch älter als die männlichen, weil sie sich stets vor diesen entwickeln.

XV. Bei den Monöcisten und Diöcisten haben die weiblichen Blüten meist die Dauerform erreicht, wenn die männlichen Blüten sich noch in den ersten Entwicklungsstadien befinden.

XVI. Die geschlechtliche Differenzierung strebt bei den Compositen der Diclinie zu, die entweder über die Gynomonöcie und Andromonöcie oder über die Monöcie erreicht wird.

Allgemeiner Teil.

Monoclinie und Diclinie.

Es ist noch immer eine offene Frage, ob der Monoclinie (Vereintgeschlechtigkeit) oder der Diclinie (Getrenntgeschlechtigkeit) die Priorität gebührt. Wir haben bei den Compositen gesehen, dass von den Zwitterblüten zu den eingeschlechtigen eine vollständige Stufenleiter von Zwischenformen führt. Aehnliche, wenn auch weniger vollständige Entwicklungsreihen sind auch in anderen Familien beobachtet worden. Einige Autoren behaupten nun, dass man mit demselben Recht, mit dem man die Zwitterblüte als Ausgangspunkt der geschlechtlichen Differenzierung betrachtet, die eingeschlechtliche als die ursprüngliche ansehen könne. In diesem Falle wäre die Unisexualität primär und die männlichen und weiblichen Organe hätten sich allmählich in ein und derselben Blüte zu vereinigen gesucht und in der Zwitterblüte ihr Ziel erreicht.

Der Umstand, dass die meisten Kryptogamen getrenntgeschlechtlich sind, und dass die gamopetalen Phanerogamen, welche man für die höchst entwickelten hält, meistens zwittrig sind, hat wesentlich dazu beigetragen, dass man den Hermaphroditismus für eine secundäre Erscheinung hält. Lecoq (pag. 1248) und Delpino vertreten diese Ansicht. Auf dem entgegengesetzten Standpunkt steht Spruce (I pag. 826), er ist der Ueberzeugung, dass bei allen Pflanzen der Hermaphroditismus primär aufgetreten ist, und dass die Botaniker, vielleicht unbewusst, diese Ansicht teilen, denn er sagt: „The truth of the first proposition (nämlich die Priorität des Hermaphroditismus) is tacitly (perhaps unwittingly) concedet by botanists whenever they describe flowers as unisexual „by abortion“ thereby implying that the missing sex might or should be present; but they never describe such male or female flowers as incomplete by reason of their not having yet acquired the full complement of sexual organs.“ Bentham (I) findet, dass die Ableitung der Unisexualität vom Hermaphroditismus correct sein mag, aber nur durch äusserst wenige Beweise unterstützt werde. Eigentümlich ist Dammers Ansicht (pag. 1—6). Er teilt Lecoq's Meinung, dass das Princip im Entwicklungsgange der Phanerogamen auf Vereinigung der Geschlechter in einer Blüte zustrebe. Der monöcische Zustand ist nach ihm der älteste, aus ihm entwickelte sich einerseits die Diöcie, anderseits der Hermaphroditismus, welcher ihm die jüngere Form zu sein scheint. Die denkbar höchst entwickelte Form ist für ihn diejenige, bei der dichogame, heterostyle, hermaphrodite und dicline Blüten zusammenstehen, so dass Selbstbefruchtung vermieden, Bestäubung überhaupt aber gesichert ist. Andere Autoren, wie z. B. Darwin (III pag. 442) sehen in der Vorstellung, dass sich der Hermaphroditismus schon sehr früh im Pflanzenreiche entwickelt habe, und dass die Geschlechter nachträglich wieder getrennt worden seien, keine Schwierigkeit. Es handelt sich hier also um secundäre Diclinie im Gegensatz zu der primären, die Lecoq u. andere annehmen. Müller glaubt, dass die Zwitterblüten aus getrenntgeschlechtigen Windblüten ent-

standen, und dass ausnahmsweise einige dicline insectenblütige Pflanzen wie *Salix*, direct von den windblütigen abzuleiten seien. Aehnlich denkt Möwes, er ist aber der Ansicht, dass Pflanzen, deren männliche und weibliche Blüten ganz verschieden gebildet sind und keine Rudimente des anderen Geschlechtes zeigen, niemals zwittrig gewesen seien, während Pflanzen, wie z. B. *Rhamnus cathartica*, wo die männlichen und weiblichen Organe deutliche Rudimente des anderen Geschlechtes aufweisen, eine Wandlung aus Hermaphroditen durchgemacht haben. Diese Annahme von Möwes scheint mir unberechtigt; denn bei Pflanzen, deren Uebergang aus der Monoclinie in die Diclinie in einer zeitlich weit zurückliegenden Periode stattfand, sind, wie öfters bei den Compositen gezeigt worden, die Zwischenformen als die ungünstigeren schon verschwunden. Aus dem Fehlen der Rudimente von männlichen Organen bei weiblichen Blüten und umgekehrt, lässt sich also nicht der Schluss ziehen, dass diese überhaupt nicht existiert haben.

Bonnier (pag. 243) sieht die Frage der Priorität der Diclinie oder Monoclinie als unentschieden an, und auch Hildebrand (V pag. 13) erscheint nur bei den Compositen das Zwitterstadium positiv als das ursprüngliche. Eine Begründung für seine Behauptung sieht er darin, dass in der Entwicklung der Compositenblüte eben alles auf den Ursprung aus der Zwitterblüte hinweist. Das ist freilich wahr; aber man könnte hierauf, wie Bonnier und Delpino einwenden, dass die Entwicklung ebensogut im umgekehrten Sinne durchlaufen sein könnte. Gegen diesen Einwand sprechen aber folgende Erscheinungen:

Bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stützen sich die Zoologen auf die Regel, dass in der Ontogenie in kurzen Etappen alle Stadien der phylogenetischen Entwicklung durchlaufen werden. Wendet man diese Regel auch auf die Compositen an, so ist man berechtigt, aus der Thatsache, dass auch bei in erwachsenem Zustande rein eingeschlechtigen Zungenblüten in den ersten Perioden der ontogenetischen Entwicklung alle Anlagen zur vollständigen Zwitterblüte vorhanden sind, den Schluss zu ziehen, dass die Stammform eine zweigeschlechtliche fünfzipflige Röhrenblüte gewesen.

Ferner erscheint es unverständlich, ja geradezu absurd, dass alle die mannigfaltigen Blütenformen der Compositen: die weiblichen, die neutralen Honig- und Strahlblüten, alle die Tendenz haben sollten, in die gleiche hermaphroditische Röhrenblüte überzugehen. Wie viel einleuchtender ist dagegen die Vorstellung, dass von demselben Punkte, der Urform, nach allen Richtungen divergierende Entwicklungsreihen ausgehen.

Ein weiteres Moment ist auch das Auftreten rudimentärer Organe. Wir können uns die Neubildung rudimentärer Staubfäden z. B. in einer weiblichen Blüte nicht erklären, weil sie der Pflanze von keinem Nutzen sein können; leicht verständlich dagegen ist das Auftreten dieser Rudimente, wenn man annimmt, dass sie im Verschwinden begriffene Reste früherer functionsfähiger Organe darstellen.

Obige Gründe zwingen zu der Annahme, dass bei den Compositen die Monoclinie als primär, die Diclinie als secundär anzusehen ist.

Phylogenetische Gesetze.

Nachdem im vorigen Kapitel der Beweis geliefert worden, dass für die Compositen die röhrenförmige Zwitterblüte die Urform ist, aus der sich alle übrigen complicierten Blütenformen entwickelt haben, ergeben sich aus dieser Thatsache verschiedene Schlussfolgerungen:

I. Die Entwicklungsfolge schreitet innerhalb eines Köpfchens stets acropetal fort. Betrachtet man ein gynomonöcisches Köpfchen, das noch Uebergänge zwischen den zwittrigen und weiblichen Blüten zeigt, so findet man ausnahmslos die Urform im Centrum, diejenige weibliche Blüte, die von der Urform am meisten abweicht, auf dem äussersten Blütenkreise, und die Uebergänge so angeordnet, dass die der Urform ähnlichsten ihr zugleich am nächsten stehen. Es folgt

hieraus, dass die Differenzierung am Rande des Köpfchens begonnen hat und allmählich dem Centrum zugeschritten ist. Die Reihenfolge der phylogenetischen Blütenentwicklung ist also eine acropetale. Mit diesem Princip stimmen auch folgende an den Köpfchen gemachten Beobachtungen überein:

a) Nie finden sich Zwitterblüten aussen, Eingeschlechtliche innen.

b) „ „ „ Röhrenblüten aussen, Strahlblüten innen.

c) „ „ „ Zwitterblüten aussen, Geschlechtslose innen.

Die phylogenetische Blütenentwicklung stimmt mit der ontogenetischen überein; denn auch die Anlage und das Aufblühen der Blüten erfolgt in acropetaler Reihenfolge. Auch Hildebrand erwähnt diese Thatsache, darum erscheint es merkwürdig, dass sowohl er in seinem Werk: „Die Geschlechtsverhältnisse der Compositen“ als auch andere Autoren diese Thatsache doch immer wieder ausser acht lassen. So vermutet Hildebrand z. B., dass *Calendula fruticosa* Köpfchen haben könnte, wo die Randblüten weiblich, die centralen männlich und dazwischenliegende zwittrig seien. „Das Aufsuchen eines solchen interessanten Falles wäre sehr wünschenswert,“ fügt er hinzu. Nun kann man aber voraussagen, dass ein solcher Fall sich nicht finden kann, weil er dem Gesetze der acropetalen Entwicklungsfolge zuwider wäre. Die männlichen Blüten sind aus den zwittrigen hervorgegangen, sie werden daher peripherisch stehen, die Zwitterblüten central. Hildebrand war, wie er selbst sagt, kein Fall bekannt, wo bei einer Composite männliche und zwittrige Blüten in demselben Köpfchen vorkommen. Wenn er die Gelegenheit gehabt hätte, den Uebergang eines zwittrigen Köpfchens in ein männliches in allen Phasen zu verfolgen, so hätte ihn die Erfahrung gelehrt, dass das Gesetz der centripetalen Entwicklungsfolge ausnahmslos gültig ist.

II. Die Höhe der Differenzierung einer Blüte: Die Entscheidung, ob diese oder jene Blütenform höher differenziert[1]) ist, kann erst dann gefällt werden, wenn eine als Massstab dienende Grundform gefunden worden. Da bei den Compositen die röhrenförmige Zwitterblüte als Grundform gegeben, ist man berechtigt, diejenige Form als am weitesten differenziert zu bezeichnen, die von der Urform am meisten abweicht. Aehnlich drückt sich Nägeli aus (pag. 523), wenn er sagt, dass er für den höchsten Organismus denjenigen hält, dessen Organisation die grösste Anzahl von vorausgegangenen Entwicklungsstufen voraussetzt. Von diesem Standpunkte aus ist die weibliche Randblüte von *Haastia Sinclairii* z. B., die ausser der Drüse nur das Pistill konserviert hat, oder die neutrale Zungenblüte von *Anthemis* als weit höher differenziert als die Zwitterblüte zu betrachten, wenn sie auch dem Habitus nach primitiver aussieht. Gemäss der acropetalen Entwicklungsfolge findet man zu äusserst an der Peripherie eines Köpfchens immer die am weitesten fortgeschrittenen Blüten.

III. Da die Differenzierung immer mit den Randblüten beginnt, und da diese immer am weitesten fortgeschritten sind, so sind die weiblichen Blüten der Compositen phylogenetisch vor den männlichen Blüten und stets höher als diese entwickelt, denn:

Nie finden sich in einem Köpfchen männliche Blüten aussen, weibliche innen.

IV. Da sich in einem monöcischen Köpfchen die weiblichen Blüten stets vor den männlichen entwickeln, so sind sie phylogenetisch älter als diese.

Phylogenetisches Alter.

Die Compositen zeigen eine ausgeprägte Tendenz zur Diclinie; denn aus dem Schema für die Geschlechterverteilung ist zu ersehen, dass der Hermaphroditismus ihr auf primärem und secundärem Wege zustrebt. Es liegt nun nahe, die ausschliesslich diöcischen Species als die phylogenetisch ältesten zu bezeichnen und diejenigen, bei denen ausserdem noch Andro- oder Gynomonöcie oder Monöcie vorkommt, als jüngere anzusehen. Dagegen sprechen drei Gründe. Erstens können die

[1]) Der Ausdruck „differenziert“ bedeutet hier ganz allgemein eine phylogenetische Weiterentwicklung, die bei den Compositen meist auf Reduction beruht. Gewöhnlich wird dieser Ausdruck im Sinne einer höheren Arbeitsteilung innerhalb derselben Blüte gebraucht.

Geschlechterverteilungen, die einen Uebergang zur Diöcie bilden, in einigen Fällen konserviert worden sein, weil sie sich in den betreffenden Verhältnissen als sehr günstig erwiesen. (Die Gynomonöcie und Monöcie z. B. scheinen in demselben Sinne Dauerformen in der Geschlechtsentwicklung zu bedeuten, wie etwa die schmalröhrige weibliche Randblüte in der Entwicklung der Einzelblüten.) Zweitens kann eine Species konservativer im Festhalten der Uebergangsformen als eine andere sein. (Es kann also die Differenzierung einer hermaphroditen Species gleichzeitig mit der einer anderen ansetzen, aber die eine ist aus inneren Ursachen imstande, eine schnellere Umwandlung als die andere zu erleiden.) Drittens kann bei einer für gewöhnlich rein eingeschlechtigen Art durch Aenderung des Standortes oder durch irgend welche andere Veranlassungen wieder eine frühere Entwicklungsphase hervorgebracht werden. So zeigte sich *Leontopodium alpinum* in den Alpen stets monöcisch, in die Ebene verpflanzt brachte es sogar wieder Zwitterblüten hervor. Es ist aber nicht möglich, zu unterscheiden, ob bei einer Species eine latente Entwicklungsstufe nachträglich entstanden, oder ob sie einen höheren Entwicklungsgrad überhaupt nicht erreicht hatte. Wenn auch die Höhe der geschlechtlichen Differenzierung nicht gestattet, auf das relative Alter zweier Species Schlüsse zu ziehen, so berechtigt sie dennoch zur Anwendung der Ausdrücke „jung“ und „alt“, wenn man mit ihnen nur den augenblicklich erreichten Entwicklungsgrad einer Species bezeichnet. So scheint es z. B. gerechtfertigt, *Carpesium divaricatum,* eine gynomonöcische Species, die central im Köpfchen Zwitterblüten und peripherisch nur Uebergänge zu weiblichen Blüten enthält, gegenüber *Carpesium cernuum,* mit rein weiblichen Randblüten „jung“ zu nennen.

Handelt es sich um Einzelblüten einer Species, so lässt sich in einigen Fällen auch deren relatives Alter bestimmen. Aus bereits angeführten Gründen ist man berechtigt, die weiblichen Blüten eines monöcischen Köpfchens als phylogenetisch älter als die männlichen anzusehen. Sind bei einer Art nur Uebergänge zu männlichen Blüten vorhanden, während die weiblichen nur in der extremen Form existieren, so ist es ebenfalls wahrscheinlich, dass ihre Entwicklung vor derjenigen der männlichen Blüten begonnen hat.

Ist die Tendenz zur Reduction des männlichen Geschlechtes in Correlation zur Entwicklung des Schauapparates?

I. Verhalten bei den Compositen.

Man findet in der Litteratur die widersprechendsten Ansichten über die Abhängigkeit der Staubgefässe von den Kronblättern und umgekehrt. Eine Betrachtung der untersuchten Compositen von diesem Standpunkte aus ergab, dass sie für alle widersprechenden Meinungen der Autoren sowohl Beweise als Gegenbeweise liefern können. Zur Uebersicht über diese Verhältnisse mag eine Zusammenstellung dienen, die die Hauptfälle von Correlation oder Nichtcorrelation zwischen Corolle und Staubgefässen wiedergeben soll.

1. Schwinden der Staubgefässe ohne Grössenveränderung der Corolle.
   Beispiele: *Cynareen: Cirsium, Onopordon, Echinops* etc.
2. Vergrösserung der Corolle ohne Schwinden der Staubgefässe oder Pistille.
   Beispiele: *Mutisieen: Hemoianthus.*
   Cichorieen: Hieracium.
3. Schwinden der Staubgefässe mit Verkleinerung der Corolle.
   Beispiele: Gynomonöcisten: *Gnaphalium.*
   Monöcisten: *Clibadium, Iva.*
   Diöcisten: *Baccharis.*
4. Schwinden der Staubgefässe mit Vergrösserung der Corolle.
   Beispiele: *Senecio, Tussilago.*

5. Schwinden der Staubgefässe und Schwinden der Corolle.
   Beispiele: *Haastia, Thespis.*
6. Schwinden der Staubgefässe und Pistille mit Vergrösserung der Corolle.
   Beispiele: *Anthemis, Helianthus.*
7. Schwinden der Staubgefässe mit Verkleinerung der Corolle und nachträglicher Vergrösserung.
   Beispiele: *Erigeron.*
8. Schwinden der Staubgefässe mit gleichzeitiger Vergrösserung der Corolle bei einigen Individuen und Verkleinerung bei andern derselben Species.
   Beispiele: *Centaurea Jacea.*

Aus diesen Beispielen ist ersichtlich, wie extrem verschieden sich die Corolle innerhalb derselben Familie zum Rudimentärwerden der Staubgefässe verhält. Bemerkenswert ist namentlich, dass nicht immer das Schwinden der Staubgefässe nach der Vergrösserung oder Verkleinerung der Corolle gleichzeitig stattfinden. Bei *Leontopodium alpinum* z. B. sind die Blüten schon rein weiblich geworden, und finden sich auch keine Rudimente von Antheren mehr, während die Reduction der Corolle noch gar nicht begonnen hat, sondern erst später und allmählich eintritt. Bei *Gerbera viridifolia* werden aus den zwittrigen Lippenblüten weibliche Blüten, ohne dass eine Kronveränderung eintritt. Erst bei den zu äusserst im Köpfchen stehenden Blüten lässt sich eine Vergrösserung der Corolle konstatieren.

II. Verhalten bei anderen Familien.

So wenig wie bei den Compositen kann in den übrigen Familien ein allgemeines Gesetz über die Correlation der Organe aufgestellt werden. Die Autoren scheinen in dem einen Punkte einig zu sein, dass überhaupt Beziehungen zwischen den Staubgefässen und der Corolle bestehen. Ueber die Art dieser Beziehungen jedoch herrscht die grösste Uneinigkeit. Die älteren Botaniker: Herbert, Schelver, Goethe betrachteten die Corolle als zum männlichen Teil der Blüte gehörig, weil sie die Basis und der Stoff sei, aus welchem die Entwicklung der Staubgefässe möglich werde. Schon Gärtner (I p. 66) widerlegte diese Ansicht indem er zeigte, dass nicht immer, wie nach obiger Behauptung zu erwarten, die Corolle der männlichen Blüten grösser sei als die der weiblichen.

Ein Beispiel hiefür sei *Lychnis vespertina,* bei der die Kronblätter bei den weiblichen Blüten grösser seien als bei den männlichen. Die späteren Botaniker diskutieren nicht mehr darüber, ob überhaupt ein Zusammenhang zwischen Kronblatt und Staubgefäss existiert, sondern ihre Meinungsverschiedenheiten beziehen sich hauptsächlich auf zwei Punkte, nämlich:

a) Ist die Veränderung der Corolle abhängig von einer vorhergehenden Affection der Staubgefässe, oder bedingt umgekehrt eine Affection des Kronblattes eine Aenderung der Staubgefässe?

b) Ist mit dem Rudimentärwerden der Staubgefässe eine Vergrösserung oder Verkleinerung der Corolle verbunden?

Was den ersten Punkt betrifft, so sagt Ludwig (VI p. 14—85), dass die Entwicklung der weiblichen Blüten in der Regel mit einer Reduction der Staubgefässe beginnt. Hierdurch wird erhöhte Fruchtbarkeit bedingt, auf deren Kosten dann endlich auch eine Reduction der Corolle folgt. Breitenbach (III pag. 206—207) erwiderte auf diese Ansicht Ludwigs folgendes: „Diese Behauptung mag für manche Fälle zutreffend sein, für manche dagegen ist sie ohne Zweifel nicht richtig. So fand ich beispielsweise kleine Blüten von *Nepeta cyanea,* welche nichtsdestoweniger doch völlig entwickelte Antheren besitzen. Hier war also zuerst eine Reduction der Corolle eingetreten. Dasselbe habe ich an einigen anderen Pflanzen beobachtet.“ Darwin (I p. 6) vermutet, dass auch bei den Compositen das Fehlschlagen der Staubgefässe eine Folge der Grössenveränderung der Corolle sei. Nach seiner Ansicht züchten die Insecten ein grosses Kronblatt heran, und infolge von Compensation werden die männlichen Organe rudimentär. Nun liefern aber gerade die Compositen zahlreiche Beispiele dafür, dass die Reduction der Staubgefässe einer Veränderung der Corolle

vorausgehen kann, oder es tritt, wie bei den Cichorieen, eine Vergrösserung der Corolle ein, ohne dass die Staubgefässe dabei rudimentär werden.

Auch nach Müller besteht ein enger Zusammenhang zwischen Corolle und Reproductionsorganen. Die Blumenkronen der männlichen Blüten vergrössern sich, wenn der Stempel verkümmert. In diesem Falle besteht also auch zwischen dem weiblichen Organ und der Corolle eine Correlation (pag. 141). Bei den zahlreichen gynodimorphen Pflanzen mit den kleinblütigen weiblichen Stöcken sollte man erwarten, dass die Corolle infolge der Reduction der Staubgefässe vergrössert würde; da nun gerade das Umgekehrte eintritt, nimmt man an, dass die für die Corolle und Staubgefässe bestimmten Säfte für eine Erhöhung der Fruchtbarkeit verwendet werden (pag. 236). Anderseits beweisen viele Compositen und auch einige Pflanzen aus andern Familien, wie z. B. *Capsella bursa pastoris*, die neben gewöhnlichen Zwitterblüten auch noch grössere weibliche Blüten besitzt, dass mit dem Schwinden der Staubgefässe auch eine Vergrösserung der Corolle vorkommen kann.

Zwischen Corolle und Staubgefässen bestehen nach Kerner (pag. 103 II) auch biologische Beziehungen. Die vergrösserte Corolle männlicher Blüten bildet nach ihm einen Schutz für den Pollen gegen Regen. Diese Theorie ist nach Darwin (I pag. 266) dadurch widerlegt, dass z. B. bei *Thymus* die abortierten Antheren der weiblichen Blüten besser gegen Regen geschützt sind als die vollkommenen der hermaphroditischen.

Die bei den Compositen weiter gemachten Beobachtungen, dass sich die Corolle in manchen Fällen den Veränderungen der Sexualorgane gegenüber passiv verhält, dass sie sich bei einigen Individuen vergrössern, bei anderen derselben Species verkleinern kann, lassen den Zusammenhang von Corolle und Sexualorganen doch nicht so „ursächlich“ erscheinen, wie Darwin (I p. 6) und H. Müller annehmen. Das Verhalten der Compositen deutet unleugbar auf eine gegenseitige Unabhängigkeit der Corolle und Sexualorgane hin. Es ist wahrscheinlich, dass eine genauere Prüfung der Beziehungen von Geschlechtsorganen und Kronblättern auch in den anderen Pflanzenfamilien ähnliche Resultate wie bei den Compositen liefern würde.

Präponderanz* des weiblichen Geschlechtes bei den Phanerogamen.

I. Bei den Compositen.

Im Laufe der Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse der Compositen erschien es auffallend, dass sich weitaus häufiger weibliche als männliche Blüten fanden. Waren bei einer Spezies beiderlei Blüten vorhanden, so zeigten die weiblichen doch häufig eine höhere Differenzierung, und oft liess sich auch eine phylogenetisch ältere Entwicklung bei ihnen nachweisen. Man hätte diese Erscheinung für eine rein zufällige halten können, allein nach der Entwerfung einer grösseren Anzahl von Schemata liess sich beinahe in jedem Falle von neuem das Uebergewicht des weiblichen Geschlechtes konstatieren. Die Thatsachen sprechen dafür, dass es sich hier um eine strenge Gesetzmässigkeit handelt. Bei der Besprechung der Schemata ist schon öfters auf diesen Punkt aufmerksam gemacht worden; trotzdem erscheint ein Durchgehen der Schemata von diesem Gesichtspunkte aus notwendig.

Die Species der Schemata I—III sind alle hermaphrodit und kommen nicht weiter in Betracht.

Schema IV, „ V, „ VI } zwittrige und weibliche Blüten, keine männlichen.

„ VII weibliche und männliche Blüten.

Die weiblichen Randblüten haben die Dauerform erreicht und zeigen keine Uebergangsformen, während die männlichen Blüten meist ihre volle Ausbildung noch nicht erlangt haben, es sind Uebergangsformen.

* Unter Präponderanz wird gewöhnlich ein numerisches Uebergewicht verstanden. Der Ausdruck ist hier aber auch in dem Sinne einer frühzeitigern phylogenetischen Entwicklung und einer höheren Differenzierung gebraucht

Schema VIII verhält sich wie VII mit Ausnahme von *Antennaria dioica.*

„ IX zwittrige, weibliche und männliche Blüten vorhanden mit Uebergängen; in der monöcischen Reihe lässt sich jedoch die frühere Entwicklung des weiblichen Geschlechtes nachweisen.

„ X zwittrige, weibliche, männliche und verkümmerte Blüten.

In der monöcischen Reihe wurde festgestellt, dass die weiblichen Randblüten schon über ihr Dauerstadium hinaus dem Untergang entgegengehen, während die centralen Blüten oft erst einen Uebergang zu männlichen Blüten darstellen.

Schema XI zwittrige und weibliche Blüten, keine männlichen Blüten.

„ XII zwittrige, weibliche, männliche und neutrale Blüten. (Verhält sich in der monöcischen Reihe wie IX.)

„ XIII zwittrige, weibliche, männliche und neutrale Blüten.

Ueber das Uebergewicht des weiblichen Geschlechtes bei *Centaurea Jacea* ist schon an anderer Stelle gesprochen. Die sich hier anschliessende Gruppe der *Cirsieen* besitzt nur zwittrige und weibliche Blüten.

Ferner zeigt von den beiden Species des Anhangs die eine nur Zwitterblüten und solche, die über das weibliche Stadium hinaus sich zu neutralen Blüten entwickelt haben. Dasselbe gilt von den Randblüten der zweiten Species.

Aus diesen Betrachtungen resultiert, dass von den 13 Schemata und dem Anhang:

3 Schemata neutral sind,

4 „ nur zwittrige und weibliche Blüten zeigen, keine männlichen.

6 „ + Anhang neben anderen auch männliche Blüten zeigen; dass sich aber in allen Fällen die Präponderanz der weiblichen Blüten nachweisen lässt.

II. Bei den anderen Familien.

Nicht nur die Compositen zeigen ein Uebergewicht des weiblichen Geschlechtes über das männliche. Eine Umschau in der Litteratur lässt erkennen, dass auch in den anderen Familien die Gynomonöcie und Gynodiöcie sehr häufige Erscheinungen sind, während die Andromonöcie und Androdiöcie relativ selten sind. Es würde zu weit führen, wollte man hier die vielen bekannten Beispiele ausführlich erörtern, die obige Beobachtung begründen. Es haben sich besonders H. Müller, Ludwig, Mac Leod, Knuth, Schulz etc. um die Feststellung der Geschlechterverteilung bei zahlreichen Phanerogamen verdient gemacht. Zur Vergleichung der Häufigkeit des Auftretens von Gynomonöcie resp. Gynodiöcie einerseits und Andromonöcie resp. Androdiöcie andrerseits, mag hier eine Aufzählung der die betreffenden Beispiele liefernden Familien dienen.

Gynomonöcie, Gynodimorphie (kleinblumige weibliche Blüten neben grossblumigen Zwittern) und Gynodiöcie mit Uebergängen finden sich bei folgenden Familien und Unterfamilien:

Liliaceen	Oxalideen	Oleaceen
Amaryllidaceen	Thymeliaceen	Convolvulaceen
Polygonaceen	Crassulaceen	Polemoniaceen
Chenopodiaceen	Saxifragaceen	Borragineen
Alsineen	Malphigiaceen	Scrofulariaceen
Sileneen	Iridaceen	Plantagineen
Scleranthaceen	Gentianaceen	Labiaten
Ranunculaceen	Rosaceen	Rubiaceen
Cruciferen	Leguminosen	Caprifoliaceen
Cistineen	Onagraceen	Valerianaceen
Violaceen	Hippuridaceen	Dipsaceen.
Geraniaceen	Plumbaginaceen	

Der grösste Teil der hier angeführten Familien ist der Blütenbiologie von Knuth entnommen, nur die Violaceen, Oxalideen und Malphigiaceen, die dort nicht als gynomonöcisch oder gynodiöcisch bezeichnet waren, sind ausgenommen.

Andromonöcie und Androdiöcie sind bei folgenden Familien konstatiert:

Colchicaceen	Umbelliferen
Ulmaceen	Resedaceen
Hippocastanaceen	Rosaceen
Gramineen	Asparageen

Es zeigen also 34 Familien Fälle von Gynomonöcie und Gynodiöcie und nur 8 Familien Fälle von Andromonöcie und Androdiöcie. Bei den Sileneen, Rubiaceen, Chenopodiaceen und Plantagineen soll in seltenen Fällen auch Andromonöcie oder Androdiöcie vorkommen, ebenso treten bei den Rosaceen Species mit männlichen und andere mit weiblichen Blüten auf. Berücksichtigt man auch die Häufigkeit des Auftretens weiblicher oder männlicher Blüten in den betreffenden Familien, so zeigt es sich, dass Gynomonöcie und Gynodiöcie bei den Alsineen in 32 Fällen constatiert ist, bei den Sileneen in 15; häufig auch bei den Labiaten, Saxifragaceen etc. Andromonöcie und Androdiöcie dagegen kommen ausser bei den Umbelliferen nur in wenigen Fällen vor. Bei den Asparageen (Polygonatum) soll auch nur die Neigung zur Bildung männlicher Blüten vorhanden sein.

Darwin (I pag. 11) waren nur zwei Fälle von Andromonöcie bekannt, nämlich die von *Galium* und *Veratrum*. Er führt aber an, dass nach Lecoq auch *Caltha palustris* androdiöcisch sein soll; ihm selbst waren keine Beispiele von Androdiöcie bekannt, obgleich dieser Ausdruck, sowie auch die entsprechenden anderen, von ihm selbst stammen. Ueber die seltene Erscheinung der Androdiöcie drückt er sich folgendermassen aus: „Es möchte scheinen, als hielte es die Natur nicht für der Mühe wert, ein besonderes Individuum der Erzeugung von Pollen zu widmen, ausser wenn dies, wie bei diöcischen Species, unumgänglich notwendig ist.“

Bei der Untersuchung von *Asparagus officinalis*, einer triöcischen Pflanze, fiel es Breitenbach (I) auf, dass eine allmähliche Stufenleiter von den rein männlichen Stöcken zu den hermaphroditischen hinüberleitete, während er keine Zwischenformen zwischen den ausgeprägt weiblichen Blüten und den hermaphroditischen fand. Diese Beobachtung stimmt mit der von mir an den Compositen gemachten überein und deutet darauf hin, dass die Entwicklung der weiblichen Linie vor derjenigen der männlichen begonnen hat, und dass die Uebergangsstufen, als die weniger günstigen, sich nicht mehr erhalten haben.

Aus dem Ueberwiegen der Gynomonöcie und -diöcie vor der Andromonöcie und -diöcie könnte man schliessen, dass eine grössere Zahl weiblicher Blüten und Individuen für die Pflanze von grösserem Nutzen sei, wegen der vermehrten Fruchtlieferung. Aber hierauf könnte man die Frage aufwerfen, warum denn bei rein diöcischen Species ein Ueberwiegen der Zahl weiblicher Individuen nicht konstatiert worden ist? Heyer hat im Gegenteil an *Mercurialis annua* nachgewiesen, dass das Verhältnis der weiblichen zu den männlichen Individuen wie 100 : 105,86 sich verhält. Es zeigt sich hier also ein geringer Ueberschuss des männlichen Geschlechtes. Diese Thatsache ist schwierig zu erklären; denn man sollte denken, dass eine grössere Zahl weiblicher Pflanzen vorteilhafter sein müsse, da ja mit dem Pollen eines Individuums viele weibliche Exemplare befruchtet werden können. Heyers Versuche sind kaum anzuzweifeln, da er sie in riesigem Massstabe ausführte. Selbst Düsing greift Heyers Resultate an diöcischen Pflanzen nicht an, wenn er auch einwendet, dass man sie nicht auf alle Geschlechtsverhältnisse übertragen könne; denn nach ihm ist bei den streng diöcischen Pflanzen, die sogar secundäre Sexualcharactere aufweisen, das Geschlecht schon frühzeitig, wahrscheinlich schon im Samen, bestimmt, so dass äussere Einflüsse ohne Bedeutung sind. In einem anderen Kapitel komme ich auf diese Verhältnisse noch ausführlicher zu sprechen.

Welche Factoren beeinflussen das Geschlecht?

Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Pflanzen und über die Factoren, welche die Entwicklung des männlichen und weiblichen Geschlechtes bedingen, ist bereits so viel geschrieben worden, dass hier nur einige Hauptmomente zur Besprechung kommen können. Es sind dies die Compensationserscheinungen und die äusseren Factoren. Zu letzteren gehören der Kampf um's Dasein, die natürliche Zuchtwahl und die äusseren Factoren im engeren Sinne, nämlich: Ernährung, Einfluss des Lichtes, der Feuchtigkeit etc. Von diesen äusseren Factoren sind innere unbekannte Ursachen, die ebenfalls einen Einfluss auf das Geschlecht haben können, untrennbar.

I. Compensation.

Schon bei der Besprechung von *Centaurea Jacea* ist erwähnt worden, dass die Autoren das Eingeschlechtlichwerden der Pflanzen und die Vergrösserung und Verkleinerung der Blumenkronen auf Compensationswirkungen zurückführen. Wie unsicher aber solche Erklärungsversuche sind, mögen einige Beispiele zeigen, nach denen die widersprechendsten Thatsachen von Autoren auf die gleiche Ursache zurückgeführt werden.

Nach Ludwig bedingt erhöhte Fruchtbarkeit einiger Zwitterblüten ein Rudimentärwerden der männlichen Organe, bisweilen auch der Corolle. Alle ersparten Säfte werden hier also für die Fructification verwendet. Ist dagegen ein Schwinden der Staubgefässe mit Vergrösserung der Corolle verbunden (Compositen), so heisst es, die für die Staubgefässe bestimmten Kräfte werden zur Vergrösserung des Schauapparates verwendet, und von der Fructification ist dann nicht mehr die Rede (Darwin, Hildebrand).

Bei den Andro-diöcisten und -monöcisten sollte man annehmen, dass die männlichen Blüten, infolge der Reduction der weiblichen Organe, eine Vergrösserung zeigen; denn ersparte Säfte werden hier ja nicht für die Fructification verwendet. Statt dessen besitzen diese männlichen Blüten nach Müller (IV pag. 453) merklich kleinere Corollen als die zwittrigen. Wo bleibt hier die Compensation? Die beiden extrem verschiedenen Fälle bei *Centaurea Jacea,* wo einige Individuen Köpfchen mit Zwitterblüten und verkleinerten weiblichen Randblüten besitzen, die andern dagegen mit vergrösserten weiblichen Randblüten, erklärt H. Müller beide durch Compensation. In dem ersten Falle haben sowohl Staubfäden als Corolle zur Erhöhung der Fruchtbarkeit herhalten müssen, im zweiten dagegen sind die Säfte der Staubfäden zur Vergrösserung des Schauapparates verwendet worden. Da nun aber sowohl die verkleinerten als die vergrösserten weiblichen Randblüten fructificieren, so könnte Müller nur durch Zahlenbeweise seiner Ansicht Gültigkeit verschaffen.

Die *Cichorieen* beweisen, dass Vergrösserung eines Organes nicht notwendigerweise von Compensationserscheinungen begleitet zu sein braucht. Ein hierauf bezüglicher Ausspruch Darwins (II pag. 389), dass es kaum möglich ist, zwischen den mutmasslichen Wirkungen einer Compensation des Wachstums einerseits und lange fortgesetzter Zuchtwahl andrerseits zu unterscheiden, scheint sehr wahr zu sein.

II. Aeussere Factoren.

a) Natürliche Zuchtwahl und Kampf um's Dasein.

Im allgemeinen sind die Autoren darüber einig, dass Sicherung der Kreuzbefruchtung nicht die Veranlassung zum Eingeschlechtlichwerden der Hermaphroditen sein kann; denn die meisten sind schon Dichogamen, bevor das eine oder andere Geschlecht bei ihnen reduciert wird. Nach Müller, Hildebrand und anderen sind es aber doch wesentlich die Insecten, die die hermaphroditen Pflanzen in eingeschlechtliche umwandeln. Als Beispiel führe ich die Erklärung Müllers für das Weiblichwerden der kleinblütigen Stöcke der Gynodiöcisten an (VIII p. 25). Treten nach Müller grossblütige und kleinblütige zwittrige Stöcke neben einander auf, so werden die ersteren

eifrig von den Insecten besucht, die letzteren dagegen werden vernachlässigt. Sie werden zwar auch von den Insecten besucht, da sie aber zuletzt an die Reihe kommen „so ist ihr Pollen für die Fortpflanzung der Art nutzlos, eine Ersparnis desselben, eine Verkümmerung der Staubgefässe vorteilhaft, die Umbildung der kleinhülligen zwittrigen zu rein weiblichen Blüten beim Auftreten geeigneter Abänderungen daher unausbleiblich.“ Müller hat hier die Proterandristen im Auge und meint, bei gleichzeitigem Blühen der gross- und kleinblütigen Stöcke wäre der Pollen der letzteren schon untauglich geworden, wenn sie endlich von den Insecten besucht würden. Daher würden diese Stöcke aus Materialersparnis weiblich. Nun habe ich aber schon bei *Centaurea Jacea* darauf aufmerksam gemacht, dass es nicht denkbar ist, dass die Insecten, wenn gross- und kleinblütige Stöcke nebeneinander wachsen, systematisch alle auffallenden und dann die unansehnlicheren Blüten besuchen. Und wenn dies der Fall wäre, so würden sich die Verhältnisse für die Pflanzen sehr ungünstig gestalten; denn zuerst würden allerdings alle grossblütigen Hermaphroditen befruchtet, dann auch einige weibliche kleinblütige Stöcke mit dem Pollen der grossblütigen; aber damit wäre die Befruchtung auch zu Ende, und die grosse Mehrzahl der weiblichen Stöcke wäre nutzlos, da die Insecten ohne Pollen von einer Blüte zur anderen fliegen würden. Wachsen sie nun gar, wie Müller (VIII) später behauptet, an getrennten Standorten, so sind die Aussichten, befruchtet zu werden, für die kleinblütigen Stöcke noch ungünstigere. Auch Moore (I pag. 375—377) und Darwin (I pag. 265) bestreiten diese Blumentheorie Müllers, aber nicht deshalb, weil sie ihnen widersinnig erscheint, sondern weil jeder von ihnen eine andere Ursache für das Eingeschlechtlichwerden gefunden hat. Moore findet, dass einige wenige Blüten oder Individuen, die Pollen producieren, genügen, um eine grosse Zahl weiblicher Blüten zu befruchten, und dass deshalb einige Blüten sich die Pollenbildung ersparen können. Darwin dagegen glaubt, dass erhöhte Fruchtbarkeit einiger Blüten ein Rudimentärwerden von Staubfäden und Corolle zur Folge hat. Müller (V pag. 241) hat sich von Darwin überzeugen lassen und sich, wie er selbst später erwähnt, zu dessen Auffassung der Gynodiöcie bekannt.

Ludwig (VI pag. 232—233), Darwin (I) und Hildebrand (V) erwähnen als bekannte Thatsache, dass die Pollenbildung bei den Erstlingsblüten (d. h. den ersten im Frühling aufblühenden) der Proterandristen häufig ausbleibt, weil noch keine Narben da sind, die befruchtet werden könnten. Bei den letzten Herbstblüten dieser proterandrischen Dichogamen sollen die Pistille fehlschlagen, weil kein Pollen mehr da ist, um sie zu befruchten. Dieses Princip der Materialersparnis zeigt sich auch bei den Gynodiöcisten, indem bei diesen die Pistille der Erstlingsblüten und die Staubgefässe der Letztlingsblüten unentwickelt bleiben. Die Biologen sehen in dieser Erscheinung den ersten Schritt der dichogamischen Zwitter zur Diöcie. Nach Hildebrand (I pag. 89) sind die Randblüten der Compositen dadurch eben weiblich geworden, dass zuerst nur bei den randständigen Erstlingsblüten der Pollen fehlschlug; nachher aber wurde diese nützliche Eigentümlichkeit für die Randblüten eine bleibende Erscheinung, so dass sie schliesslich rein weiblich wurden. Diese Ersparnis-Theorie, die die Zwitter zur Diöcie führen soll, erscheint recht unglaubhaft; doch lassen sich gegen sie mehr Einwände als wirkliche Widerlegungen machen; denn die Angaben in der Litteratur sind spärlich und ungenau und eigene Beobachtungen fehlen. Der Pollen der ersten proterandrischen Blüte findet allerdings keine Narben zur Befruchtung vor und ist nutzlos. Es scheint mir aber, dass dadurch nichts geändert wird, dass der Pollen fehlschlägt; denn es entwickeln sich ja nun die Narben zuerst und finden keinen Pollen zur Befruchtung. Analog verhält es sich mit den Proterogynisten. Bleiben bei diesen die Narben der Erstlingsblüten unausgebildet, so wird der Pollen im darauffolgenden männlichen Stadium nutzlos gebildet; denn es sind keine Narben zum Befruchten da. Durch Fehlschlagen des Pollens bei den Erstlingsblüten der Proterandristen und durch Unterdrückung der Narben bei ihren Letztlingsblüten, werden die Verhältnisse der Proterogynisten hergestellt und umgekehrt. Uebrigens ist die verschwendete Menge Pollen, um die es sich hier handelt, eine äusserst geringe, da ja auch die Zahl der Erstlingsblüten gegenüber der Menge der folgenden eine verschwindend kleine ist.

Angenommen das Fehlschlagen der männlichen und weiblichen Organe sei wirklich zum Zwecke der Materialersparnis da, so könnten wir uns doch auf keine Weise vorstellen, wie die Pflanzen zu dieser nützlichen Anpassung gelangt sein könnten. Erklärlicher ist diese Erscheinung, wenn man, wie Delpino (II pag. 282) annimmt, dass das wechselweise Fehlschlagen der Geschlechtsorgane der Erstlings- und Letztlingsblüten bei sämmtlichen Individuen stattfindet, also nicht nur bei den ersten im Frühling und den letzten im Herbst aufblühenden. Weder durch Zuchtwahl noch durch den Kampf um's Dasein könnte man derartige nützliche Eigenschaften erklären, die sich nur auf einige wenige Individuen beziehen, und noch dazu nur bei solchen, die zufällig als die Ersten oder Letzten ihre Blüten entwickeln. Derartige nützliche Einrichtungen der Pflanzen und Tiere könnte nur die extremste teleologische Anschauungsweise erklärlich machen. Es scheint nicht unmöglich, dass die ungünstigeren Bedingungen, denen die im Frühling zuerst aufblühenden und die im Herbst zuletzt aufblühenden Blüten ausgesetzt sind, ein Verkümmern der Staubfäden, resp. der Pistille verursachen. Untersuchungen über diesen Punkt wären vielleicht lohnend.

b) Einfluss des Lichtes, der Feuchtigkeit, der Ernährung etc auf die Geschlechtsverhältnisse.

In diesem Kapitel handelt es sich um zwei Fragen:

1. Wirken äussere Factoren überhaupt bei der Entstehung der Eingeschlechtlichkeit mit?

2. Welche äusseren Factoren beeinflussen die Bildung des weiblichen und welche die des männlichen Geschlechtes?

Für die Compositen kommt für's Erste nur die erste Frage in Betracht; doch ist sie mit der zweiten eng verknüpft. Ausser Heyer, der nach seinen Beobachtungen an *Mercurialis annua* den Einfluss günstiger oder ungünstiger Lebensbedingungen auf das Geschlecht leugnet, neigen die meisten Autoren zu der Annahme, dass äussere Factoren die Entwicklung des Geschlechtes beeinflussen können. Zahlreich sind H. Müllers Beobachtungen in dieser Beziehung.

Die kleinblumigen Stöcke gynodiöcischer Pflanzen fand Müller häufig auf schlechterem Boden, getrennt von den grossblumigen. Müller schloss hieraus, nachdem er seine anfängliche Zuchtwahltheorie aufgegeben, dass durch ungünstige Verhältnisse die Staubgefässe leicht afficiert werden, und dass hieraus Eingeschlechtigkeit resultiert. Aber auch Verkümmerung des weiblichen Geschlechts kann durch verminderten Nahrungszufluss bedingt werden. *Anemone alpina, Geum reptans, Dryas octopetala,* sollen durch Verkümmern der Stempel alle Abstufungen von der Zwitterblütigkeit zur Andröcie darstellen. Auch Ludwig ist der Meinung, dass mangelhafter Nahrungszufluss Reduction der Staubfäden und der Corolle zur Folge haben kann. Müller beobachtete, dass zahlreiche Pflanzen, die in den Alpen zwittrig sind, mit proterandrischer Dichogamie, in der Ebene eingeschlechtig werden. *Aquilegia atrata* ist in den Alpen z. B. proterandrisch zwittrig, in der Ebene androdiöcisch; *Pulmenaria coerulea* zeigt, im Garten kultiviert, kleine weibliche Blüten neben den zwittrigen proterandrischen, in den Alpen dagegen nur letztere. Aehnliche Beispiele sind zahlreich. Müller führt diese Erscheinung darauf zurück, dass in den Alpen die Verhältnisse, d. h. die Beleuchtung, die Feuchtigkeit etc. günstiger sind als in der Ebene und dass infolgedessen die alpinen Pflanzen beide Geschlechter entwickeln können, während die in der Ebene wachsenden wegen mangelnder Nahrung nur ein Geschlecht jeweils hervorzubringen imstande sind. Diesem Standpunkt gegenüber lässt sich manches für und wider einwenden. Erstens behaupten manche Autoren, dass die alpinen Verhältnisse gerade sehr ungünstig seien, wegen der starken Temperaturwechsel und der kurzen Vegetationszeit. Vielleicht könnte man hier, im Gegensatz zu Müller, einwenden, dass gerade der ungünstigen alpinen Verhältnisse wegen die Pflanze zur grösseren Sicherung der Nachkommenschaft zwittrig ist. Zweitens zeigen *Leontopodium alpinum* und *Antennaria dioica,* dass Müllers Beobchtungen nicht allgemein gültig sind; denn diese beiden Gnaphalieen sind gerade in den Alpen monöcisch resp. diöcisch, in der Ebene dagegen treten Formen auf, die sowohl die Zwitterformen als alle Uebergänge zu diesen aufweisen. Bevor nicht zahlreiche und sorgfältige

Beobachtungen über diesen Punkt gemacht sind, lässt sich über die Factoren, die Hermaphroditismus oder Eingeschlechtigkeit bedingen, nichts Positives sagen.

Nach Gärtner (I pag. 116) zeigt sich eine Neigung zum Degenerieren der Staubfäden (Contabescenz) bereits im frühesten Entwicklungszustande eines Individuums, und äussere Einflüsse sind hierbei ohne Bedeutung. Gärtner stützt seine Behauptung auf seine Beobachtung, dass bei *Dianthus Caryophyllus, Silene inflata* und *viscosa* vollständige Unfruchtbarkeit mit der Contabescenz Hand in Hand gehen kann. Möwes (pag. 208) nimmt diesen extremen Ansichten von Müller und Gärtner gegenüber eine vermittelnde Stellung ein, indem er behauptet, dass äussere Einflüsse immerhin den ersten Anstoss zur Entstehung der Gynodiöcie geben können; dass die Pflanze dann aber vermöge der ihr innewohnenden Neigung zum Weiblichwerden diese Eigenschaft festhalten und weiter vererben kann.

Auch über die zweite Frage, welche Einflüsse die Bildung des weiblichen oder männlichen Geschlechtes bedingen, herrschen widersprechende Ansichten. Hoffmann (VI) stellte Versuche mit *Mercurialis annua, Lychnis dioica, Rumex* etc. an, und fand, dass bei dichter Aussaat, also bei mangelhafter Ernährung, die Zahl der männlichen Blüten in der Regel um das doppelte gesteigert wird. Hoffmann ist der Meinung, dass schlechte Ernährung die Hauptursache zur Bildung des männlichen Geschlechtes ist. Männliche Individuen sind nach ihm Kümmerlinge. Heyers Beobachtungen stehen im schroffen Gegensatz zu denen Hoffmanns. Seine in grossem Massstabe ausgeführten Beobachtungen (er operierte mit über 20 000 Exemplaren, Hoffmann nur mit einigen Hundert) zeigten, dass *Mercurialis annua* unter allen Umständen dasselbe Sexualverhältnis, nämlich 105,8 männliche Blüten zu 100 weiblichen aufweise. Die Regulierung dieses konstanten Sexualverhältnisses schreibt er unbekannten Ursachen zu. Düsing (I) der gerade diese unbekannten Ursachen erforscht zu haben glaubt, macht Heyer zum Vorwurf, dass er als Versuchsobject eine streng diöcische Pflanze gewählt, bei der voraussichtlich das Geschlecht und die secundären Sexualcharactere schon sehr früh, im Samen bestimmt sind. Heyer hätte, nach Düsings Ansicht, das Geschlecht der Samen untersuchen sollen, die von den verschiedensten Lebensverhältnissen ausgesetzten Mutterpflanzen stammen und nicht die erzeugenden Pflanzen selbst. Die Ernährung des Embryo ist nach Düsing von grossem Einfluss auf sein Geschlecht.

Es würde zu weit führen, hier alle Factoren anzugeben, die bestimmend auf die Geschlechtsentwicklung einwirken sollen. Düsing führt zahlreiche Versuche anderer Forscher an, die alle zu Gunsten seiner Theorie ausgefallen sind. Auch an den niederen Pflanzen beobachteten Klebs, Prantl, Pfeffer u. s. w., dass das männliche Geschlecht sich vorzugsweise unter ungünstigen Bedingungen, das weibliche dagegen unter günstigen entwickle.

Zur Beobachtung, ob äussere Factoren von Einfluss auf die Geschlechtsverhältnisse der Pflanzen sind, scheinen mir die Gnaphalieen, speciell *Leontopodium alpinum* günstige Versuchsobjecte zu sein. Man könnte z. B. die Samen alpiner monöcischer Stöcke in der Ebene aussäen und beobachten, ob überhaupt Veränderungen in den Geschlechtsverhältnissen eintreten, ferner wann sie eintreten. Auch die Umsetzung ganzer Pflanzen könnte zu einem Ergebnis führen.

Individuelle Vererbungsfähigkeit der Compositenblüten.

Betrachtet man ein Blütenköpfchen von *Heterothalamus brunioides,* das central männliche Blüten und peripherisch Honigblüten besitzt, die früher weibliche Zungenblüten gewesen, so kommt man leicht auf die Frage, wie sich eigentlich die Reduction der weiblichen Organe und die immer stärkere Ausbildung der Honigdrüse von einem Individuum zum andern vererbt hat. So lange die Randblüten noch imstande waren, Samen zu producieren, war es leicht verständlich, wie die Tendenz zur Reduction der Corolle und zur Ausbildung der Drüse übertragen wurde. Von dem Augenblicke an, wo die Randblüten infolge der Verkümmerung der weiblichen Organe nicht mehr fructificieren

konnten, muss jeder Schritt zur weiteren Ausbildung der Honigblüte durch den Pollen der centralen Blüten auf die weiblichen Individuen übertragen worden sein. In diesem Falle haben wir die Summe der Einzelblüten eines Compositenköpfchens einer einzigen grossen Blüte gleichzusetzen und die Honigblüten wären dann den Honigdrüsen, also den Organen einer Gesammtblüte, gleichzusetzen. Man wird hier einwenden, die Einzelblüten einer Composite gehörten ja ein und demselben Individuum an und infolgedessen sei es ganz natürlich, dass jede Blüte auch die Eigenschaften ihrer Nachbarblüten repräsentieren könne. Gegen diesen Einwand spricht der Versuch Darwins (II pag. 197) an der Aster. Die zu äusserst im Köpfchen stehenden weiblichen Blüten haben stärker entwickelte Zungen als die mehr central stehenden. Der Samen der ersteren ergab eine grössere Zahl gefüllter Individuen als der der letzteren. Es geht aus diesem Versuche hervor, dass den Einzelblüten der Compositen doch eine gewisse individuelle Vererbungsfähigkeit innewohnt. Wie weit der individuelle Charakter der Compositenblüte reicht, könnten erst weitere, sorgfältige Beobachtungen feststellen. Für diese Untersuchungen als Versuchsobjecte sehr geeignet scheinen mir: *Leontopodium alpinum* und *Antennaria dioica*, die beide eine grosse Zahl verschiedener weiblicher Blüten aufweisen. Auch *Erigeron* mit den schmalröhrigen weiblichen Blüten und allen Uebergängen zu den Zungenblüten, wäre für den Versuch passend, ebenso die Gattung *Gerbera*, durch ihre mannigfaltigen Formen zwittriger und weiblicher Blüten auf demselben Individuum. Die Samen müssten den verschiedenen Blütenkreisen entnommen und gesondert zur Aussaat gebracht werden. Die Resultate dieser Beobachtungen könnten sowohl für die Frage der Individualität der Blüten als für die der Vererbung von Interesse sein.

Schluss.

Sowohl die vergleichenden als auch die ontogenetischen Untersuchungen dieser Arbeit haben zu dem Resultate geführt, dass für die Compositen die Monoclinie als primär, die Diclinie als secundär anzunehmen ist. Der diöcische Zustand wird von den hermaphroditen Stöcken auf verschiedenem Wege erreicht; die Monöcie im engeren und weiteren Sinne wird im Laufe dieser Entwicklung als Durchgangsstadium passiert. Die Differenzierung schreitet innerhalb eines Köpfchens stets in acropetaler Richtung vor, es sind also die peripherischen Blüten immer die am weitesten entwickelten. Diesem Gesetze entspricht die Thatsache, dass sich in einem Köpfchen nie Zwitterblüten aussen und eingeschlechtliche Blüten innen finden lassen, ebenso stehen niemals Röhrenblüten aussen und Strahlblüten innen. Da auch in monöcischen Köpfchen die weiblichen Blüten stets die Peripherie, die männlichen das Centrum einnehmen, folgt hieraus, dass die weiblichen Blüten phylogenetisch älter als die männlichen sind. Im allgemeinen jedoch lassen sich weder bei einzelnen Köpfchen resp. Individuen, noch bei Species, aus der Zahl der vorhandenen Uebergangsformen oder aus der Höhe der augenblicklich erlangten Differenzierung Schlüsse auf das phylogenetische Alter ziehen, denn es können äussere Factoren eine schon überwundene Entwicklungsstufe wieder hervorrufen, oder eine Uebergangsform bleibt erhalten, weil sie sich als zweckmässig erweist.

Die phylogenetische Blütenentwicklung der Compositen lässt keinerlei Beziehungen zwischen Kronblatt und Sexualorganen erkennen. Während des Rudimentärwerdens der Antheren findet bei einigen Species eine Vergrösserung, bei anderen eine Verkleinerung der Corolle statt; wieder bei anderen verhält sie sich passiv. Auch bei den anderen Pflanzenfamilien haben Untersuchungen über Correlationserscheinungen zu keinem sicheren Ergebnis geführt.

Die Reduction der Sexualorgane beginnt stets mit dem männlichen Theil der Blüte, der Stempel ist also stabiler als die Antheren. Diese Präponderanz des weiblichen Geschlechtes ist eine zweifache; denn nicht nur, dass die Entwicklung der weiblichen Blüten zeitlich vor derjenigen der männlichen beginnt, sondern sie erreicht auch höhere und mannigfaltigere Formen. Auch in numerischer Hinsicht zeigt sich das Uebergewicht der weiblichen Blüten. Die Gynodiöcie und besonders die Gynomonöcie ist am verbreitetsten, während die Andromonöcie nur als Durchgangsstadium bei Species vorkommt, deren weibliche Linie schon die Dauerform erreicht hat. Die Androdiöcie kommt überhaupt nicht vor. Nicht nur bei den Compositen, sondern auch in den andern Familien zeigt sich das Vorherrschen weiblicher Formen. Ausgenommen sind die diöcischen Pflanzen, bei denen das Verhältnis der Geschlechter ein konstantes sein soll (mit geringem Ueberschuss des männlichen Geschlechtes). Ueber die Ursachen, die die Bildung des einen oder anderen Geschlechtes beeinflussen, weiss man noch nichts Gewisses. Durch Compensation lassen sich die widersprechendsten Erscheinungen erklären; ebenso lassen sich gegen die Annahme des Einflusses äusserer Factoren auf das Geschlecht viele Einwände machen. Die Compositen, durch die Verhältnisse ihres Blütenstandes und durch ihre Modificationsfähigkeit in Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse, scheinen für derartige Untersuchungen geeignete Versuchsobjecte zu sein, ebenso könnten sie interessante Resultate über die individuelle Vererbungsfähigkeit der Einzelblüten liefern.

Verzeichnis der untersuchten Species.

Die römischen Zahlen verweisen auf die zugehörigen Schemata.

Achyrocline satureioides DC. IV.
„ Schimperi Sch. Bip. ..
„ sclerochlaena „ „ ..
Acroclinium roseum Hook. I.
Adenostyles albifrons Reichb. ..
Ageratum ozymoides L. ..
Ammobium alatum Br. ..
Amphereplis aristata Roj. ..
Amphidoxa gnaphalodes DC. ..
Anandria tomentosa Siegesb. XI.
„ bellidiastrum DC. ..
Anaphalis japonica Max. IV.
„ araneosa DC. ..
„ aristata DC. ..
.. linearis DC. ..
.. nubigena DC. ..
„ oblonga DC. ..
„ Wightiana DC. ..
.. margaritacea Br. X.
„ yedoensis Max. ..
Anaxeton arborescens Less. VII.
Angianthus humifusus Benth. I.
Antennaria margaritacea Br. IV.
„ javanica DC. ..
„ tenella DC. ..
.. dioica Gärtn. VIII.
„ „ var. congesta DC. ..
„ japonica Sch. Bip. ..
„ magellanica „ ..
„ monocephala DC. ..
„ racemosa Hook. ..
„ luzuloides Torr. ..
„ Steetziana Turcz. ..
„ alpina Gärtn. ..
Anthemis Cotula L. VI.
.. nobilis L. ..
Aplopappus ericoides DC. I.
Aposeris foetida Less. III.
Arnoseris minima Link. ..
Aronicum Clusii L VI.
Artemisia glacialis L. IV.
„ absinthium L. ..
„ Mutellina Vill. ..
„ Abrotanum L. ..
„ campestris L. ..
.. nana Gaud. ..
Athanasia crithmifolia L. I.
Baccharis umbelliformis DC. VIII.
„ magellanica Pers. ..
„ ferruginea Less. ..
Baltimora recta L. VII.
Bigelowia nudata DC. I.
Blumea lacera DC. IV.
„ glandulosa DC. ..
„ oxyodonta DC. ..
Bothrioclyne Schimperi Oliv. I.
Brachylaena discolor DC. VIII.
„ elliptica Less. ..
„ nereifolia Br. V.
„ dentata DC. ..
Caesulia axillaris Roxb. I.
Calendula officinalis L. VII.
„ „ var. alpestris ..
Calocephalus lacteus Less. I.
Carpesium cernuum L. IV.
.. divaricatum S. Z. „
„ glossophyllum Max. ..
„ nepalense Less. ..

Carpesium abrotanoides L. IV.
Cassinia aculeata Br. I.
„ denticulata Br. „
„ spectabilis Br. „
„ fulvida Hook. „
Catananche coerulea L. III.
Centaurea Jacea L. XIII.
„ amara L. „
„ Gaudinii Boiss. & Reut. „
„ transalpina Schl. „
„ rhaetica Moritzi. „
„ pratensis Thuill. „
„ nigrescens Willd. „
„ nigra L. „
„ nervosa Willd. „
„ phrygia L. „
„ Cyanus L. „
„ montana L. „
Cephalipterum Drummondii Gray I.
Chevreulia stolonifera Cass. IV.
Chiliocephalum Schimperi Benth. „
Chionolaena arbuscula DC. VII.
Chondrilla juncea L. III.
Chaenactis Douglasii Hook. I.
Chrysophtalmum montanum Boiss „
Chrysanthemum Leucanth. L. VI.
Cichorium intybus L. III.
Cirsium, 32 Species vide XIII.
Clibadium Armani Sch. Bip. VII.
„ arboreum DC. „
Conyza Roylei DC. IV.
„ macrophylla Spreng. „
„ lacera Burm. f. „
„ pinnatifida Less. „
„ pinnatilobata DC. „
„ pyrrhopappa Sch. Bip. „
„ rubularis Gaud. „
„ saxatilis L. „
„ scabrida DC. „
„ Sprengelii Sch. Bip. „
„ stricta Wall. „
„ arguta Less. „
„ umbrosa H. B. K. „
„ veronicaefolia Wall. „
„ viscidula Wall. „
„ Yungasensis Insbg. „
„ rufa Wall. VII.
„ Steudelii Sch. Bip. „
„ verbascifolia Willd. „
Conyza stricta Willd. VII.
Crepis biennis L. III.
„ tectorum L. „
„ virens L. „
„ paludosa Mönch. „
Senecia capensis Thunb. VII.
Desmanthodium lanceol. Gresmann „
Dimorpholepis australis Gray I.
Doronicum caucasicum Bieb. VI.
Echinops spaerocephalus L. XIII.
Erigeron alpinus L. IV.
„ acris L. „
„ canadensis L. „
„ angulosus Gaud. „
„ Villarsii Bellard. „
„ neglectus Kern. „
„ pazensis Sch. Bip. „
„ podolicus Bess. „
„ Poeppigii DC. „
„ Schleicherii Gremli. „
„ glabratus Hoppe u. Horn. „
„ uniflorus L. „
„ sophiaefolius H. B. K. „
„ spatulatus V. „
„ andicola DC. „
„ armeriaefolius Turcz. „
„ Philadelphicus L. „
„ poliospermus Gray. „
„ purpureus A. „
„ scaposus DC. „
„ Utahensis Gray. „
Eriosphaera coriacea DC. „
Ethulia conyzoides L. I.
„ angustifolia H. B. & K. „
„ gracilis Delile. „
„ Rüppelii Hochst. „
Eupatorium cannabinum L. „
Facelis apiculata Cass. IV.
Filago canescens Jord. „
„ apiculata Sm. „
„ spatulata Presl. „
„ arvensis L. „
Gerbera viridifolia Sch. Bip. XI.
„ piloselloides Cass. „
„ Wrightii Harv. „
„ asplenifolia Spr. „
„ Burmanni Cass. „
„ ferruginea DC. „
„ natalensis Sch. B. „

Gnaphalium lanatum Forst. I.
„ acuminatum Link. „
„ plantagineum DC. VIII.
„ cinnamomeum DC. „
„ contortum DC. „
Gnaphalium 96 Species vide IV.
Gnaphalodes uliginosum Gray. I.
Gnephosis arachnoidea Link. „
Guardiola atriplicifolia Gray VII.
„ mexicana H. & B. „
Gundelia Tournefortii L. I.
Gymnocoronis subcordata DC. I.
Haastia Sinclairii Hook f. IV.
Helichrysum allioides Less. I.
„ angustifolium DC. „
„ crassifolium D. Don. „
„ arenarium DC. „
„ „ stenoph. Br. „
„ argenteum Thunbg. „
„ armenuum DC. „
„ hebelepis DC. „
„ horridum Sch. Bip. „
„ intermedium Less. „
„ lacteum DC. „
„ Lambertianum DC. „
„ serpyllifolium Less. IV.
„ spatulatum Mönch. „
„ Sprengelii Hook. „
„ graveolens Sweet. „
„ adnatum Benth. „
„ ambiguum Turcz. „
„ amorginum Boiss. „
„ apiculatum D. Don. „
„ teretifolium Less. „
„ imbricatum Less. „
„ Hochstetteri Hook. f. „
„ antennarium F. Mill „
Helipterum speciosiss. DC. I.
„ canescens DC. „
„ gnaphaloides DC. „
„ filiforme DC. „
„ anthemoides DC. „
Heliopsis scabra Dun. VI.
Heterothalamus brunioides Less. XIII.
Hieracium alpinum L. III.
„ glanduliferum Hoppe „
„ pilosella L. „
„ auricula auct. „
„ barbatum Tausch. „
Hieracium rhaeticum Fr. III.
„ tubulosum Tausch. „
„ inapertum W. G. „
„ piliferum Hoppe „
„ ustulatum Arv. „
„ armerioides Arv. „
„ cirritum Arv. „
„ fulginatum Huter „
„ murorum auct. „
„ brachiatum Bert. „
Hymenopappus luteus Nutt. I.
Hypochoeris radicata L. III.
„ glabra L. „
„ uniflora Vill. „
Homogyne alpina L. IV.
Homoianthus squarrosus DC. II.
Humea elegans Sm. I.
Jaumea linearifolia DC. I.
Ifloga Fontanesii Cass. „
Iva frutescens L. VII.
Ixodea achilleoides R. Br. I.
Ixiolaena tomentosa Sond. „
„ chrysantha Steetz. „
Kentrophyllum lanatum DC. XIII.
Lactuca perennis L. III.
„ sativa L. „
Lagascea mollis Cav. I.
Lampsana communis L. III.
Lappa minor DC. XIII.
„ nemorosa Körnik. „
Lasiopogon lanatum Cass. IV.
Leontodon alpestris Heg. III.
„ hispidus L. „
„ „ var. pseudocrispus Sch.B. „
Leontopodium alp. Cass. IX.
Leptorhynchus squamatus Less. IV.
Leuceria acanthoides Don. II.
„ paniculata Popp. „
„ pedunecularis Remy. „
„ senecioides Hook. & Arn. „
Leria nutans DC. X.
Linosyris vulgaris Cass. I.
Lucilia conoidea Wedd. IV.
„ Bogotensis DC. „
„ macrocephala Wedd. „
Melampodium divaricatum DC. VII.
„ longipilum Rob. „
Millotia tennifolia Cass. I.
Mulgedium alpinum L. III.

Myriocephalus nudus Gray. I.
Oligandra lycopodioides Less. VIII.
Onopordon acanthium L. III.
Osteospermum spinosum L. VII.
„ moniliferum Am. ..
„ sonchifolium DC. ..
Othonna perfoliata Jacq. VII.
Pachysurus angianthoides Steetz. I.
Panargyrum spinosum D. Don. II.
Perityle incana Gray. I.
Petalacte coronata Don. VIII.
Petasites albus Gärtn. XII.
„ niveus Baumg. ..
„ albifrons Mönch. ..
„ frigidus Fries. ..
Petrobium arboreum R. Br. VIII.
Phagnalon Abyssinicum Sch. Bip. IV.
„ saxatile Cass. ..
„ rupestre DC. ..
„ calycinum DC. ..
„ aegypticum DC. ..
Phania multicaulis DC. I.
Phaenocoma prolifera D. Don. VII.
Picris hieracioides L. III.
Pithocarpa corymbulosa Lindl. I.
Plazia daphnoides Wedd. II.
Podotheca gnaphaloides R. Grah. I.
Prenanthes purpurea L. III.
Psiadia glutinosa Jacq. VII.
„ penninervia DC. ..
Pterocaulon pycnostachgum Ell. ..
Raoulea glabra Hook. IV.
.. Parkii J. Buch. ..
Rea marginata Bert. III.
Rutidosis Pumilio Benth. I.
Senecio carniolicus Willd. VI.
„ cordifolius L. ..
Silphium ternatum Retz. VII.
Solidago Micropus erectus L. IV.
Sparganophorus Vaillantii Grtn. I.
Sphacophyllum Holstii Grtn. ..
Sphaerantus indicus L. VII.
„ mollis Roxb. ..
Stevia crenata Sch. Bip. I.
Stuartina Mülleri Sond. IV.
Strongyloma axillare DC. II.
Silybum Marianum Grtn. XIII.
Tafalla stenophylla Wedd. VIII.
Tarchacanthus camphoratus L. VIII.
Taraxacum officinale Web. III.
Tragopogon minor Jacq. ..
.. pratensis L. ..
Trichogyne cauliflora DC. I.
„ decumbens Less. VIII.
Trixis stricta Less. II.
„ pallida Less. ..
„ divaricata Spreng. ..
Toxanthus Mülleri Sch. Bip. I.
Vernonia plumbaginifolia Fenzl. ..
„ Venzlii Sch. Bip. ..
.. Dregeana „ ..
.. Krausii „ ..
„ hirsuta „ ..
„ cinerea DC. ..
.. nudiflora Less. ..
Waitzia corymbosa Wendl. ..
Xeranthemum annuum L. XIII.

Litteraturverzeichnis.

I. Compositen.

Bentham: Remarks on Compositae: Journal of the Linn. Soc. XIII, p. 335 ff.

— u. Hooker: Genera plantarum Vol. II.

Brown, Rob.: Some observations in the natural family of Plants called Compositae. Linn. Transact. 1818, XII.

Buchenau, Franz I: Ueber Blütenentwicklung b. d. Compositen. Bot. Ztg. 1872.

— — II: Ueber Blütenentw. einiger Valerianac , Dipsac u. Comp. Abhdlg. d. Senkenberg. Ges. 1. p. 106—132.

Celakowsky, L. I: Ueber zweilippige Strahlblüten bei Anthemis austriaca Jacq. Oest. bot. Ztg. 43, p. 336—340. Wien 1893.

Delpino I: Studi sopra un lignaggio anemofilo delle Composte. Firenze 1871.

Col: Quelques recherches sur l'appar. sécrét. d. Compos. Journal de Bot. VIII, 1899.

Dickson: On an anormality in Chrysanth. leucanth. Journal of Bot. 1875 p. 59.

Franchet, A.: Observations sur le groupe des Leontop. Bull. Soc. bot. France 39, 1892, p. 126—135.

Gillot: Sur le gynodioec. de la Centaurea Jacea. Ann. Soc. bot. Lyon. XXI, 1897.

Haake, W.: Beiträge zur Kenntnis d. Variationsverh. einiger Campanul. Compos. etc. Bot. Ctrbl. 67, p. 341.

Halsted, D.: Sensitive stamens in Comp. Bot. Gaz. XIV, 1889, p. 151.

Hildebrand I: Ueber die Geschlechtsverh. b. d. Comp. 1869.

Hoffmann, O. I: Compositae. Engler u. Prantl: natürl. Pflf. IV, 5.

Juel: Parthenogenesis bei Antennaria alpina. Bot. Centralbl. 1898, p. 74.

Köhne, Emil: Ueber Blütenentwicklung b. d. Comp. Diss. Berlin 1869.

Müller, H. I: Die Vielgestaltigkeit der Blütenköpfe v. Cent. Jacea. Kosmos, Bd. X, 1882, p. 334—344.

Murr, J. I: Strahllose Blüten bei heim. Compos. D. B. M. XIV, Arnstadt 1896, p. 161—164.

— — II: Ueber gefüllte Blüten i. d. heim. Flora. Ebenda p. 133—136.

Weber, C. O.: Leontodon Taraxacum etc. Verh. d. nat. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. 1860, XVII, p. 333 ff.

Wettstein, R. v. I: Ueber d. Compositen d. oester.-ung. Flora. Referat: Bot. Centbl. Bd. XXXVI, p. 265.

II. Allgemeines.

Alefeld: Ueber Trioecie und Trimorphie. Bot. Ztg. 1863.

Ascherson, P.: Ueber d. geogr. Verbreitg. der Geschlechter v. Stratiotes aloides L. Bot. Ver. d. Prov. Brandenb. 1875.

Bail I: Ueber androg. Blütenst. Schriften der Nat. Ges. in Danzig. Neue Folge, Bd. II, 1869, No. 3.
— II: Vorl. Mittlg. über d. Vorkommen androg. Blütenst. resp. von Zwitterbl. bei Alnus etc. Bot. Ztg. 1870, p. 400.

Baillon I: De l'hermaphroditisme accident. chez les Euphorb. Bull. Soc. bot. de France IV.
— II: Histoire des plantes VIII.

Balduin, Mark.: Organische Selection. Biol. Centbl. 1897, No. 11.

Beauvisage: Dièce du Murier blanc. B. S. B. Lyon 1893, p. 24—27.

Beck, Günther, v. Mannagetta: Ueber d. individ. Variation d. Blüten. Wiener illustr. Gart.-Ztg. 1896, VII.

Bernoulli, G.: Zur Kenntnis dimorpher Blüten. Bot. Ztg. 1869.

Bonnier, G.: Sur les diff. formes de la même espèce. B. S. B. d. France, XXXI.

Burck, W.: Sur l'organisation florale chex quelques Rubiacées. Ann. d. jard. bot. de Buitenzorg III u. IV, 1883 u. 1884.

Breitenbach, W. I: Ueber Asparagus offic. u. triöcische Pflanzen. Bot. Ztg. 1878. p. 163.
— — II: Die Entstehung der geschlechtl. Fortpflanzung. Kosmos 1880, Heft VI, p. 248—257.
— — III: Einige neue Fälle v. Blumenpolymorph. Kosmos 1884, H. III, p. 206—207.

Celakowsky II: Ueber den phylogen. Entwicklungsgang d. Bltn. Sitzb. d. k. böhm. Gesell. d. Wiss. Math.-phys. Cl. XL.

Chatin, M. Ad.: De l'hérmaphrod. d. s. rapports avec le mesure d. l. gradat. d. végétaux. B. S. B. d. France 1894, p. 386.

Cantagne, G.: Premiére note s. l. polymorph. d. végétaux. Ref. Bot. Jahresb. 1895, 2.

Crié, L.: Sur le polymorph. floral et la pollination du Lychnis dioica. Comptes rendues XClX. Paris 1884.

Clarke: On two kinds of dimorph. in the Rubiaceae. Journ. Linn. soc. Vol. XVII, 1880.

Clos: Le polymorph. floral et la phytographie. Ref. Bot. Jahresb. 1894, 2.

Crüger, Herm.: Blütenentw. von Distrepus sp. etc. Bot. Ztg. 1856.

Dammer, N.: Beitrag z. Kenntnis d. veget. Organe von Limnobium stol. nebst einigen Betrachtgn. über d. phylogen. Dignität von Diclinie u. Hermaphr. Diss. Freib., Berlin 1888.

Darwin, Ch. I: Die verschiedenen Blütenf. an Pflanzen der näml. Art, 1877.
— — II: Das Variieren d. Tiere u. Pflanzen. Bd. I u. II.

Delpino II: Sull'opera, la distribut. dei sessi nelle piante. Atti d. soc. Ital. 1887, V.
— III: Dimorphismo del Ranunculus Ficaria. Bot. Centbl. LXXIII, p. 22.

Drude, O.: Umbelliferae in Engl. u. Prantl, die nat. Pflanzenfamilien III.

Düsing, C. I: Die Regulierung der Geschlechtsverhältnisse bei der Vermehrung von Menschen, Tieren u. Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XVII, 3 u. 4, 1884.
— — II: Experiment. Prüfg. v. d. Regul. der Geschlechtsv. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XIX, 1885, 2, p. 108.

Errera, Léo et Gevaert, Gust. Sur la struct. et les modes de fécondat. des fleurs. Bull. d. l. Soc. Bot. d. Belg. XVII, 1878.

Familler, Ig.: Biogen. Untersuchg. über verkümmerte und umgebildete Sexualorg. Dissert. München 1896.

Focke, W. O. I: Ueber polymorphe Formenkreise. Engl. Jahrb. V, p. 50.
— — II: Die Regul. d. Geschl. bei der Vermehrung d. Menschen, Tiere u. Pflanzen v. Carl Düsing. Bot. Ztg.

Forsberg, G.: Ueber Geschlechtervert. b. Junip. com. Bot. Centbl. XXXIII, 1888, p. 91.
Gärtner I: Beiträge zur Kenntnis d. Befruchtung, 1844, p. 66.
— II: Einige Bemerkungen über die Befruchtung der Gewächse etc. Flora XIX, 1836.
Geisenheyner: Ueber Formen von Polygonat. multiflorum u. Auftreten von Polygamie. Ref. Bot. Jahresber. 1895, I, p. 75.
Gremli: Excursionsflora der Schweiz. VIII. Aufl., 1897.
Grisebach: Der Dimorphismus d. Fortpflzgsorg. v. Cardamine chenop. Pers. Bot. Ztg. 1878, p. 723.
Haberlandt: Centralblatt f. Agriculturch. 1875, p. 401.
Heinke: Die Entstehung d. Geschl. b. Menschen, Tieren u. Pflanzen. Humboldt, J. III, 1884, No. 12, p. 434—447.
Heyer: Untersuchg. über d. Verhältnisse der Geschlechter bei einh. u. zweihäusigen Pfl. B. a. d. physiol. Labor. des landw. Instituts d. Univ. Halle 1884, 5 H., p. 165.
Hildebrand II: Ueber einige Fälle von Abweichgn. in d. Ausbildg. d. Geschlechter bei Pflanzen. Bot. Ztg. 1893.
— III: Bericht über die Abhdlg. Darwins den Trimorph. v. Lythrum salic. betr. Verh. d. nat. Ver. d. Rheinl. XXII.
— IV: Experimente zur Dichogamie u. z. Dimorph. Bot. Ztg. XXIII, 1865, p. 1—6 u. 13—15.
— V: Die Geschlechterverteilung bei den Pflanzen, 1865.
Hoffmann, H. II: Dimorphe Bltn. bei Fritillaria imp. Bot. Mitteilg. in Wiener Obst- u. Gartenztg. 1878, p. 141/44.
— III: Zur Geschlechtsbestimmung. Bot. Ztg. 1871, p. 91.
— IV: Ueber Sexualität. Bot. Ztg. 1885, No. 10 u. 11.
— V: Sexualität. Tagebl. d. 52. Verslg. deutscher Naturf. u. Aerzte in Baden-Baden 1874. p. 204.
— VI: Ueber Sexualität. Bot. Ztg. 1892, p. 145—161.
Holzner: Linnés Beitrag zur Lehre der Sexualit. der Pflanzen. Flora 1885, p. 580.
Huth, Ernst: Abhandlgn. u. Vorträge aus dem Gesamtgeb. d. Naturw.
Kerner v. Marilaun: Pflanzenleben. Bd. I u. II, 1898—99.
Kirchner: Flora von Stuttgart u. Umgebung, 1888.
Klebs, G.: Ueber d. Verh. d. männl. u. weibl. Geschlechtes in der Natur. Jena 1895.
Knuth, P. I: Blütenbiologie. Bd. I, II u. III, 1898.
— II: Blütenbiolog. Beiträge. Bot. Centralbl. 1897.
Krasan, Franz: Untersuchungen über d. Ursachen der Abänderungen d. Pflanzen. Bot. Jahrb. 5.
Lecoq, Henri: De la fécondation indirecte dans les végétaux. Comptes rendus, 1862, T. 54, p. 1247—1252.
Loew, Dr. E. I: Blütenbiolog. Floristik, 1894.
— II: Blütenbiologie auf hist. Grundlage.
— III: Die Veränderlichkeit d. Bestäubungseinrichtg. b. Pflanzen derselben Art. Humboldt 1889, VIII, p. 178 u. 214.
Ludwig, D. F. I: Die Gynodiöcie von Digitalis ambigua u. D. purpurea. Kosmos 1885, I.
— II: Gynodimorph. d. Alsineen. Bot. Centbl. 1880, p. 829—831.
— III: Ueber den Gynodiöcismus bei Succisa pratensis. Sitzb. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1881.
— IV: Ueber einen Blütendimorph. d. anemophilen Plantago major L. Bot. Centbl. 1880, p. 240.
— V: Nachtrag zum Gynodimorph. d. Alsineen. Bot. Centbl. 33, 1880.
— VI: Verschiedene Blütenformen an der gl. Pflanze. Bol. Centbl. IV, p. 232—233.
— VIII: Adynamandrie von Erodium macradenum u. Gynodimorph. v. Erod. cicutarium. Bot. Centbl. VIII, 1881.
Mac Leod: Over de bevruchting der bloemen etc. Bot. Jaarbook, V. 1893.
Magnin, Ant.: Nouvelles observations sur la sexualité et la castration. Ref. Bot. Centbl. LIV.

Malme: Ueber die dimorphen Blüten von Curtia tenuif. Biol. Centbl. 1889, p. 134.
Meehan, Th.: On the Sexes of Plants. Ref. Gard. Chron. 1870, p. 243.
Moebius, M.: Entstehung und Bedeutung der geschl. Fortpflanzung. Biol. Centbl. 1896, p. 129—153.
Mohl, Hugo v. I: Einige Beobachtungen über dimorphe Blüten. Bot. Zeitg. XXI, 1863, p. 307—315.
— II: Observations sur les fleurs dimorphes. Ann. des Sciences nat. Bot. Série V, Vol. I, 1864, p. 199.
Moore, M. I: The different forms of flowers on plants ot the same species by Ch. Darwin. Journ. of Botan. 1877.
Moore, David II: On the morphologie of flowers in some dioecious plants. Gard. Chron. 1870, p. 559.
Möwes, Franz: Ueber Bastarde etc. u. die sexuellen Eigenschaften hybrid. u. gynod. Pflanzen. Engl. botan. Jahrb. IV, 1883, p. 189.
Müller, H. II: Das Variieren d. Grösse gefärbter Blütenhüllen und seine Wirkung auf die Naturzüchtung d. Blumen Kosmos II, 1877.
— III: Verkümmerung aller Staubgef. einer Blüte in 4 aufeinanderfolg. Perioden. Kosmos 1874 VI. p. 481.
— IV: Variabilität der Alpenblumen. Kosmos 1880, VII, p. 441.
— V: Polymorphisme of the Flower Heads of Centaurea Jacea. Nature Vol. XXV, 1881, p. 241.
— VI: Graduations between Hermaph. and Gynod. Nature Vol. XXIV, 1881, p. 532.
— VII: New cases of Dimorph. of Flowers. Nature XXIII, 1880/81, p. 337.
— VIII: Ch. Darwin: Ueber d. versch. Blütenf. bei Pflanzen der näml. Art. Kosmos 2, 1877/78.
— IX: Befruchtung d. Blumen durch Insecten. 1873.
— X: Alpenblumen. Leipzig 1881.
Müller, Fritz: Notizen über die Geschlechtsverh. brasilian. Pflanzen. Bot. Ztg. XXII. 1868, p. 113.
Nägeli, C.: Mechanisch-physiol. Theorie d. Abstammungslehre. München-Leipzig 1884.
Oudemans, C.: Zweierlei Blüten bei Glechoma hederacea L. Bot. Ztg. 1893, p. 469—470.
Parish, C.: Dimorph. of Flowers of Cymbidium tigrinum. Linn. Soc. Botan. Vol. 1, 1869, p. 505—506.
Payer: Traité d'organogénie comp. de la fleur 1857.
Penzig, O.: Pflanzenteratologie. Genua 1894.
Pfeffer, W.: J. G. Köhlreuter: Vorläuf. Nachr. v. einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen. Ostwalds Klassiker, No. 41, 1893.
Potonié, H.: Ueber die Blütenformen von Salvia prat. u. die Bedeutg. der weiblichen Stöcke. Ref. Bot. Zeitg. 1880, p. 749—750.
Rathey, E.: Die Geschlechtsverh. der Rebe u. ihre Bedeutg. f. d. Weinbau. Bot. Jahresber. 1889, I, p. 551—553.
Rehder, A.: Ueber Dimorph. bei Forsythia. Gartenflora 1897, p. 396.
Rich, Alice: Heterogamy in Alnus serrulata. Ref. Bot. Jahresb. 1889, I.
Robertson: Proterogynous Umbelliferae. Bot. Gaz. VIII, p. 793.
Rosen, F.: Bemerkungen über die Bedeutung der Heterogamie f. d. Bildung u. Erhaltung der Arten; in Anschluss an Arbeiten von Burck. Bot. Ztg. 1891, p. 201—217.
Sachs: Physiologische Notizen, 1898.
Schilbersky, C. I: Blütendimorph. d. Ackerwinde. Ref. Beih. z. Bot. Centbl. 1893, p. 447—448.
— II: Die makrandrischen und mikrandrischen Blüten von Convolvulus arvensis. Bot. Centbl. XVII, 1895, p. 160/61.
Schrank: Ueber das Geschlecht der Pflanzen. Flora 1822.
Schröter, C. I: Notice préliminaire sur l'anthèse de quelques ombellifères. Ref. Bot. Jahresber. 1889, I, p. 557.
— II: Berichte der schweiz. botan. Gesellsch. 1895. Heft V. Seite
— III: Le climat des Alpes et son influence sur la végétation alpine. Compte rendue d. travaux de la Société hélvét. 1889, p. 27.

Schulz, Aug. 1: Beiträge zur Morphologie u. Biologie. Berlin 1847.
— II: Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinr. und Geschlechtervertlg. bei den Pflanzen. Kassel 1888.
Saunders, J.: Monoecious and hermaphr. Mercurialis perennis. Refer.: Bot. Centbl. XVI, 1883.
Simon, F.: Die Sexualität und ihre Erscheinungsweisen in der Natur. Jena 1883.
Solms-Laubach, H.: Die Geschlechtsdifferenz bei den Feigenbäumen. Bot. Zeitg. 1885.
Sprengel, K.: Das entdeckte Geheimnis der Natur, 1798.
Spruce, Rich. I: Regelm. Wechsel in der Entw. diklin. Bltn. Bot. Ztg. XXXII, 1869, p. 664—666.
— II: The Sexuality of Plants. Gard. Chron. 1870, p. 826.
Thomas, Fr.: Einhäusige Mercurialis perennis. Bot. Centbl. XV, p. 29.
Turner, Arth.: Trimorph. in Scabiosa succisa Nature XL, 1889, p. 643.
Urban, Ign.: Ueber den Dimorph. bei den Turneraceen. Verh. des bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, XXIV. 1882/83.
Vöchting: Ueber Blütenanomalien. Prgsh. Jahrb. XXXI.
Warming, E.: Die Blüte der Compositen. Hansteins Bot. Abh. III, 1876.
Warnstorf: Blütenbiol. Beobachtgn. an der Ruppiner Flora im Jahre 1895. Verh. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenb. Jahrg. 36—39, 1894—1897.
Wehrli, Leo: Ueber einen Fall von vollst. Verweiblichung der männl. Kätzchen von Corylus Avellana Flora 1892, p. 243.
Wettstein II: Der Saison-Dimorphismus als Ausgangspunkt f. d. Bildg. neuer Arten im Pflznreich. Ber. d. d. bot. Ges. XIII, 1895. p. 303—313.
Willis, J. C. I: On Gynodioecism in the Labiate. Ref bot. Centbl. LIII, p. 144.
— II: On Gynod. with a prelim. note upon the origin of this and similar phaenom. Nature XLVII, 1893, p. 119.
Wilson, W. P.: Observations on Epigaea repens. Contrib. from the Bot. Labor. of the Univ. of Pensylv. I, 1892, p. 56—58.
Wittrock, V. B.: Ueber die Geschlechterverteilung bei Acer platanoides. Bot. Centbl. XXV. 1886, p. 55.

Tafel-Erklärung.

Tafel I. Generalschema für die phylogenetische Blütenentwicklung. Erklärung siehe in Text Seite 49ff.
Tafel II. Blütenentwicklung von *Doronicum caucasicum*. Erklärung siehe in Text Seite 48 und 49.

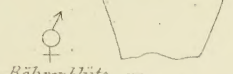


Fig. I.

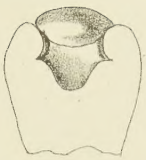


Fig. 2 a.

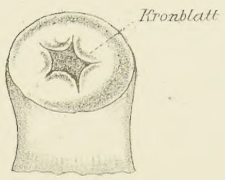


Fig. 2 b.

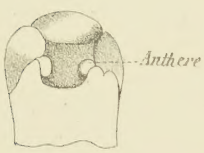


Fig. 3 a.

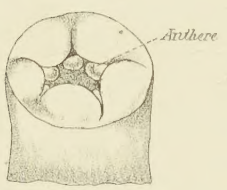


Fig. 3 b.

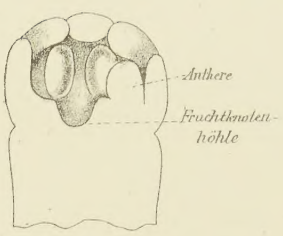


Fig. 4.

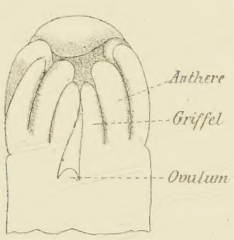


Fig. 5.

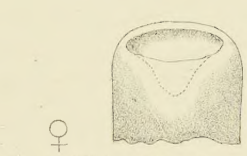


Fig. I.

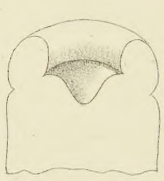


Fig. II a.

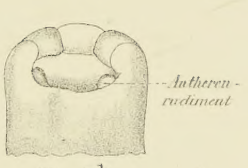


Fig. II b.

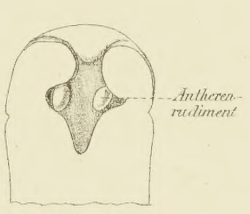


Fig. III a.

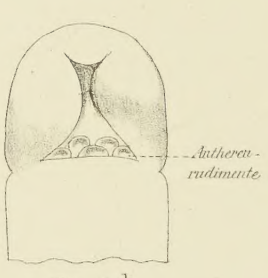


Fig. III b.

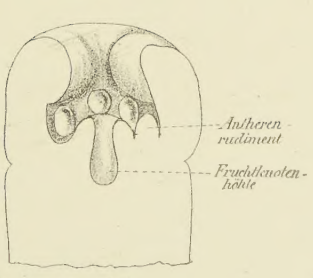


Fig. IV.

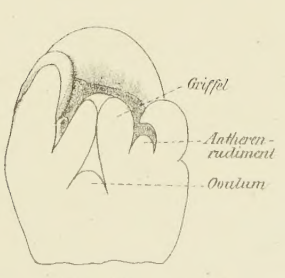


Fig. V.

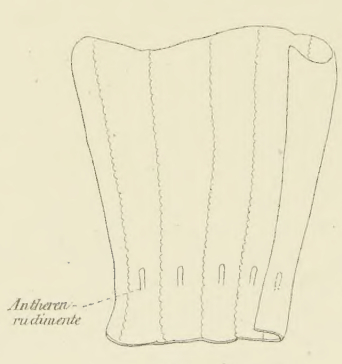


Fig. 6.

Fig. 1-5 u. I-V *Doronicum caucasicum*
Ontogenie.

Fig. 6 *Chrysanthemum Leucanthemum.*

Lith. Anst. v. Carl Ebner Stuttgart.

Verlag von Erwin Nägele, Stuttgart.

Buchdruckerei Wolfgang Drück, Cannstatt.